Zur Kenntnis der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insecten.

Von

Elisabeth Erhardt aus Schwaigern (Württemberg).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Tübingen.)

Mit Tafel 17—18 und 12 Abbildungen im Text.

Historische Einleitung.

Im Jahre 1857 entdeckte JOHN BRAXTON HICKS auf dem Schwinger der Dipteren eigenartige porifere Bildungen, deren Zusammenhang mit Nervenendigungen er nachwies. Er beschreibt die aufgefundenen Organe folgendermaßen: „Each of these structures consists of very thin and sphaerical projections from the cuticular surface, so as to allow a free communication with the interior, the organs are arranged in rows or in variously shaped groups. The nerve in its whole course gives off in its passage by the vesicles numerous branches which can be traced into their bases.“

Das Vorhandensein dieser Organe auf dem Schwinger der Dipteren, dem stark modifizierten Hinterflügel, veranlaßte HICKS zunächst auch die Vorderflügel dieser Insectenordnung zu untersuchen, und auch hier fanden sich ähnliche, von HICKS ganz richtig als Sinnesorgane gedeutete Bildungen. Er wies darauf ähnliche Vorkommnisse auch auf Flügeln anderer Insecten nach. Am besten entwickelt fand er die betreffenden Organe bei Dipteren und Coleopteren, in

geringer Zahl vorkommend bei Lepidopteren und Neuropteren. Bei Orthopteren gelang ihm der Nachweis nicht.

Wenige Jahre nach dem Erscheinen der Untersuchungen von Hicks widmete Fr. Leydig (1860) gelegentlich seiner Arbeiten über die Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insecten auch den Sinnesorganen an den Insectenflügeln seine Aufmerksamkeit. Er fand die von Hicks entdeckten Organe auf den Vorder- und Hinterflügeln (bzw. Halteren) bei Coleopteren, Dipteren, bei einigen Hymenopteren, ferner bei *Aeschna grandis*, *Hemerobius* (Neuropter), *Nepa cinerea* und stellt deren Innervierung sicher. Außerdem fand Leydig als erster in den Schwingern der Dipteren und in den Flügeln einiger Coleopteren Chordotonalorgane, Organe mit Stiftkörpern, wie sie in ähnlicher Ausbildung von den Tympanalorganen an Orthopteren schon bekannt waren. Da Leydig aber nur an Zupfpräparaten untersuchte, vermochte er nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die stifteführenden mit den Cuticularbildungen (Poren, Kuppeln usw.) in Verbindung stehen oder wie sie sonst endigen.

Später befaßte sich V. Graber im Anschluß an seine Arbeiten über Bau und Verbreitung der Chordotonalorgane im Insectenkörper (1882) wieder mit den Sinnesorganen der Insectenflügel. Er bestätigte und erweiterte in manchen Punkten die von Hicks und Leydig gemachten Beobachtungen, jedoch vermochte auch er mangels guter Methoden die Endigung der Stifte nicht sicher zu ermitteln. Seine Annahme, daß sie mit den Cuticularpapillen in Verbindung stehen, hat sich als irrig erwiesen.

A. B. Lee stellte nämlich mit Hilfe der Methoden der moderneren Technik zunächst für den Dipterenschwinger fest (1885), daß die in diesem vorkommenden Stifte führenden Chordotonalorgane mit den Porenfeldern in keinerlei Zusammenhang stehen, daß vielmehr einige wenige Chordotonalorgane gesondert neben der großen Zahl von Sinnespapillen, die von je einer Sinneszelle versorgt werden, bestehen.

Im Jahre 1891 erschien dann die gründliche und gedankenreiche Monographie E. Weinland's „Über die Schwinger der Dipteren“, in welcher die denselben eigentümlichen mit cuticularen Bildungen versehenen Sinnesorgane eine ausführliche morphologische und spekulativphysiologische Untersuchung erfahren. Die im Schwinger vorkommenden Chordotonalorgane erkannte Weinland als besondere Bildungen, beschreibt jedoch nur ihre Lage, nicht ihren feineren Bau genauer.

Nachdem die Arbeiten auf dem in Rede stehenden Gebiet längere Zeit geruht hatten, sind in neuerer Zeit die Sinnesorgane auf dem

Schmetterlingsflügel mehrfach untersucht worden, so von H. Guenther, H. H. Freiling und in neuester Zeit ausführlicher von R. Vogel. Vogel's Untersuchungen ergaben einen großen Reichtum der Schmetterlingsflügel an Sinneskuppeln, Sinneshärchen und Sinnesschuppen, außerdem zeigten sie auch das Vorhandensein von Chordotonalorganen, zu welchen sich in einer Gruppe (Satyriden) akustische Hilfsapparate gesellen. Im Anschluß an die Vogel'schen Arbeiten schlug mir Herr Prof. Dr. Blochmann vor, mit den neueren Hilfsmitteln auch bei anderen Insectenordnungen die Innervierung der Flügel und die auf denselben zu erwartenden Sinnesorgane zu untersuchen.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Blochmann danke ich auch an dieser Stelle wärmstens für das freundliche Interesse und den wertvollen Rat, mit welchem er meine Untersuchung begleitet hat. Ebenso danke ich Herrn Dr. Vogel, der die Güte hatte, die unmittelbare Leitung dieser Arbeit zu übernehmen.

Material und Methoden.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir:

für Pseudoneuroptera: *Agrion puella*, *Aeschna cyanea*, *Calopteryx virgo*, *Libellula quadrimaculata* und *Lestes viridis*;

für Neuroptera: *Chrysopa vulgaris* und *Chrysopa perla* L., von welch ersterer mir den ganzen Winter hindurch lebendes Material zur Verfügung stand, ferner *Osmylus chrysops* und *Ascalaphus*;

für Orthoptera: a) Acridiodea: *Pachytylus nigrofasciatus*, *Psophus stridulus* L., *Meconema varium* und *Orphania denticauda;* b) Locustodea: *Locusta cantans* Füssl., *Phaneroptera falcata*;

für Hymenoptera: *Vespa rufa* und *Vespa pilosella*;

für Diptera: *Eristalis floreus*, *Tabanus bovinus* L., *Tipula gigantea*;

für Rhynchota: *Pentatoma rufipes.*

Zur Fixierung wurde Zencker'sche Flüssigkeit oder Sublimatalkohol verwendet, zur Einbettung hartes Paraffin (Schmelzpunkt 56°). Bei einigen Objekten wandte ich kombinierte Einbettung in Celloidinparaffin an. Unter den Schwierigkeiten, welche das Chitin des ausgebildeten Insectenkörpers beim Schneiden, beim Aufkleben der Schnitte und Färben bereitet, hatte ich besonders anfangs stark zu leiden. Ich fand, daß sich die Objekte um so besser schneiden, je länger sie in Paraffin eingebettet waren. Auch machte mich Herr

Dr. Martini darauf aufmerksam, daß es sich empfiehlt, harte Objekte vor dem Einbetten 2—3 Tage in Zedernholzöl auf dem Thermostaten zu halten, wodurch sie bedeutend weicher und zur Verarbeitung geeigneter werden.

Was die Schnittfärbung betrifft, so wandte ich teils die gewöhnliche Doppelfärbung Eosin-Hämatoxylin an, teils reine Hämatoxylinfärbung. Zu dieser verwandte ich Hansen'sches Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin. Letzteres erwies sich zur Untersuchung des feineren Baues der Chordotonalorgane als besonders vorteilhaft.

Um das Wegschwimmen der Schnitte zu verhindern, wurden dieselben mit einer $^1/_2\,^0/_0$igen Lösung von Photoxylin überzogen.

1. Pseudoneuroptera.

Da die Gatttung *Agrion* am reichlichsten unter meinem in der Umgebung Tübingens gesammelten Material vertreten war, wählte ich deren häufigste Art, *Agrion puella*, zum genaueren Studium aus.

Bevor ich die Innervierung des Flügels und die auf denselben vorkommenden Sinnesorgane beschreibe, dürfte es vorteilhaft sein, den anatomischen Aufbau der Flügelbasis an der Hand einiger Querschnitte zu besprechen.

In der Flügelwurzel befindet sich ein einheitlicher Hohlraum, in welchen 1 Nervenstamm und 2 Tracheen eintreten (Fig. 4).[1] Weiter distal ist derselbe durch Einfaltungen sowie durch von der Ober- und Unterseite einspringende Chitinleisten in einzelne Kammern geteilt, die ich als Vorder-, Mittel- und Hinterkammer bezeichne (*V.k*, *M.k*, *H.k*, Fig. 1—3). Die Hohlräume der Vorder- und Mittelkammern sind durch zwei beweglich ineinander eingefügte Chitinteile getrennt (s. Fig. 1 *G*). Etwas weiter distal gehen die Lumina der beiden Kammern fortlaufend ineinander über (Fig. 2). Die Mittelkammer ist durch cylindrische Epithelzellen, die sich quer durch die ganze Kammer erstrecken, in zwei Abschnitte geteilt, einen oberen (Fig. 1 *M.k*, ob. T.) und einen unteren (Fig. 1 *M.k*, u. T.). Die Genese dieser Cylinderzellen ist folgende. Bekanntlich ist der Flügel ursprünglich eine blattförmige Hautausstülpung. Das Epithel derselben schließt nach innen ursprünglich überall mit einer Basalmembran ab. Wenn sich bei fortschreitender Entwicklung beide Lamellen der Flügelanlage aufeinander legen, verschmelzen die

---

1) Die Bezeichnung der Abkürzungen siehe unter Erklärung der Abbildungen am Schlusse dieser Arbeit.

Basalmembranen, später werden sie aufgelöst, und es bilden sich dann durch Verwachsung gegenüberliegender Epithelzellen die oben erwähnten langen cylinderförmigen, von einer Wand zur anderen reichenden Zellen. An einem Präparat, das offenbar einer frisch ausgeschlüpften Imago entstammte, waren die Basalmembranen noch deutlich zu sehen.

Die Hinterkammer hat mehrere Ausbuchtungen, zwei nach unten, eine nach oben und einen schmalen spitzen Ausläufer nach hinten. Die Wände der Kammern sind meist stark chitinisiert. Dazwischen finden sich aber verschiedene Strecken, wo das Integument nur von einer dünnen, fein gefältelten Membran gebildet wird, die sich auch durch ihre Farblosigkeit deutlich von den gelb bis braun gefärbten stärker chitinisierten Partien unterscheidet. Diese Differenzierung der Kammerwände in starre und nachgiebige, elastische Partien bezweckt vermutlich eine gewisse Beweglichkeit der einzelnen Abschnitte des Flügels gegeneinander; die Stellen, wo sich weiche Hautstrecken an starke Chitinzapfen ansetzen, dürften wie Gelenke wirken.

Distalwärts von dem eben betrachteten Querschnitt verjüngen sich die Kammern sehr rasch (Fig. 2). Der ganze Querschnitt erscheint in der Form eines lateinischen W auseinandergezogen. Bestimmte Abschnitte der Kammern runden sich zu Adern ab, andere verengern sich. Auf Fig. 3 sehen wir den Übergang der Flügelbasis in die Flügelfläche vollendet. Aus dem oberen Abschnitt der Vorderkammer ist die Vorderrand- oder Costalader hervorgegangen. Die Mittelkammer läuft in zwei Adern aus, und zwar wird ihr unterer Abschnitt zur Subcostalader, der obere zur Radialader [1]).

Aus der hinteren unteren Ausbuchtung der Hinterkammer geht die Cubitalader und aus ihrem spitzen nach hinten und oben gerichteten Ausläufer die Anal- oder Hinterrandader hervor.

Bei der Untersuchung des *Agrion*-Flügels fiel mir zunächst der große Reichtum an Tracheen und blasenartigen Erweiterungen derselben auf. Da alle nervösen Endapparate, mit welchen wir uns nachher beschäftigen werden, in räumlichen und vielleicht auch in

1) Daraus erklären sich die Lagebeziehungen dieser beiden Adern, die auch auf der distalen Flügelspreite nicht in einer Ebene liegen. Die Subcostalader liegt bedeutend tiefer als die Radialader, sie ist, wie Adolph es bezeichnet, eine konkave, d. h. nach der Unterseite ausgebuchtete; in den Flügeln von *Chrysopa*, *Ascalaphus* u. a. liegt sie direkt unter der Radialader.

funktionellen Beziehungen zu Tracheen oder deren Umbildungen stehen, halte ich es für angezeigt, einen Überblick über die Anordnung und den Verlauf derselben zu geben.

Es treten zwei Tracheen in die Flügelwurzel ein, die ich mit *Tr. 1* und *Tr. 2* bezeichne. Der schwächere Stamm *Tr. 1* ist nahe dem Vorderrand, der stärkere *Tr. 2* am Hinterrand der Flügelwurzel gelegen. *Tr. 1* geht direkt zur Vorderkammer, erweitert sich hier und verläuft wieder verengert in der Costalader.

Tr. 2 erweitert sich in der Flügelbasis zu einer breiten flachen Tracheenblase, welche den größten Teil der Hinterkammer ausfüllt und sich nach vorn in den oberen Teil der Mittelkammer hinein erstreckt (Fig. 1 u. 4). Der feinere Bau der Tracheenblase erscheint bedeutend modifiziert gegenüber demjenigen der Tracheenstämme: die Matrix ist sehr dünn, die Spiralleisten sind wohl vorhanden, aber ganz schwach ausgebildet. Die ganze Wand ist nach innen in zahllose zottige Fältchen gelegt, welche natürlich eine bedeutende Ausdehnung der Blasenwand ermöglichen.

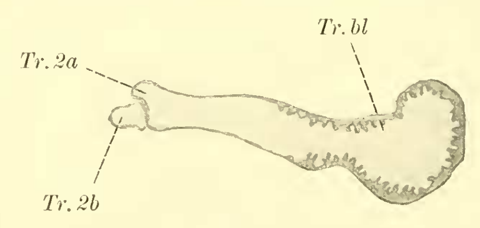


Fig. A.
Tracheenblase quer, aus einem Querschnitt durch die Flügelbasis von *Agrion puella*. Obj. 3, Okul. 3.
Tr. bl Tracheenblase. *Tr* Trachee.

Die Tracheenblase gibt mehrere Stämme ab und zwar drei an ihrem vorderen Abschnitt in der Weise, daß sich jedes Mal nahe der Vorderwand eine Einschnürung bildet (Textfig. A). Der vorderste der so abgeschnürten Tracheenäste ist *Tr. 2a* (Fig. 1, 2, 3 u. 4). Wir sehen ihn quergeschnitten im unteren Teil der Mittelkammer, aus welchem die Subcostalader hervorgeht. [1]) Etwas weiter

---

1) Auf Fig. 4 ist diese Trachee samt den sie begleitenden Nerven in einer Ebene mit den beiden anderen Tracheen der Mittelkammer dargestellt; in Wirklichkeit liegt sie aber viel tiefer infolge der oben angeführten Einknickungen. Diese Versenkung machte das Studium des Verlaufs von *Tr 2* und *N 2* zu einer äußerst langwierigen Arbeit, da beide natürlich auf Flachschnitten jedesmal am Rande der Einbuchtung ab-

distal schnürt sich eine größere Trachee von der Blase ab. Dieselbe teilt sich in zwei Stämme, *Tr. 2b* und *Tr. 2c*, welche die Mittelkammer, nahe ihrer oberen Wand, in einem nach vorn offenen Bogen durchziehen (s. Fig. 1, 2 u. Textfig. B). Beide Stämme erweitern sich auf eine Strecke hin, besonders *Tr. 2c* zeigt eine blasenartige Erweiterung, welche sich durch starke Einschnürung wieder verengert, um sich am distalen Ende der Kammer mit der gleichfalls bedeutend verengten *Tr. 2b* wieder zu vereinigen und in die Radialader einzutreten.

Eine ganz ähnliche Bildung, wie sie hier vorliegt, konstatierte Graber für die Trachee, welche zu der Crista acustica der Locustiden in Beziehung tritt; auch v. Adelung und Schwabe beschreiben dieselbe.

Endlich gibt die Tracheenblase einen kurzen, breiten Stamm, *Tr. 2d*, ab, welcher in die Auuntere sbuchtung der Hinterkammer eintritt und hier blind endigt.

Innervierung.

Eine Übersicht über die Innervierung gibt Fig. 4. Der Nerv tritt als kräftiger Stamm in die Flügelbasis ein. Er gibt unmittelbar nach Eintritt in dieselbe steil nach oben und hinten einen Ast ab, *N4*, welcher die Sinneszellengruppe *E* innerviert. Etwas weiter distal sondert sich ein zweiter Nerv vom Hauptstamm, *N1*, welcher nach vorn zieht und gemeinsam mit *Tr. 1* in die Vorderkammer eintritt. Der Nerv gibt einen Teil seiner Fasern an die Sinneszellen von Gruppe *A* ab und verläuft weiterhin in der Costalader.

Der Hauptstamm verläuft zunächst etwa in der Mittellinie der Flügelbasis, unmittelbar vor seinem Eintritt in die Mittelkammer spaltet er *N2* ab, der, wie wir oben gesehen haben, in die Tiefe rückt, so daß er beinahe senkrecht unter *N3* zu liegen kommt. Er innerviert die Zellen der Sinnesgruben von Gruppe B an der Unterseite und tritt in die Subcostalader ein. Der Hauptstamm *N3* tritt nun in die Mittelkammer. Unmittelbar nach seinem Eintritt teilt er sich in zwei ungefähr gleich starke Stämme, *N3a* und *N3b*.

N3a durchzieht die Mittelkammer in leichtem Bogen (Textfig. B) anfangs auf, dann neben *Tr. 2b*. Er innerviert die sehr zahlreichen

geschnitten waren. Erst als ich gute Querschnitte erhielt, konnte ich diese Verhältnisse einwandfrei feststellen.

Sinneszellen des großen Porenfeldes *C* der Oberseite und tritt dann in die Radialader.

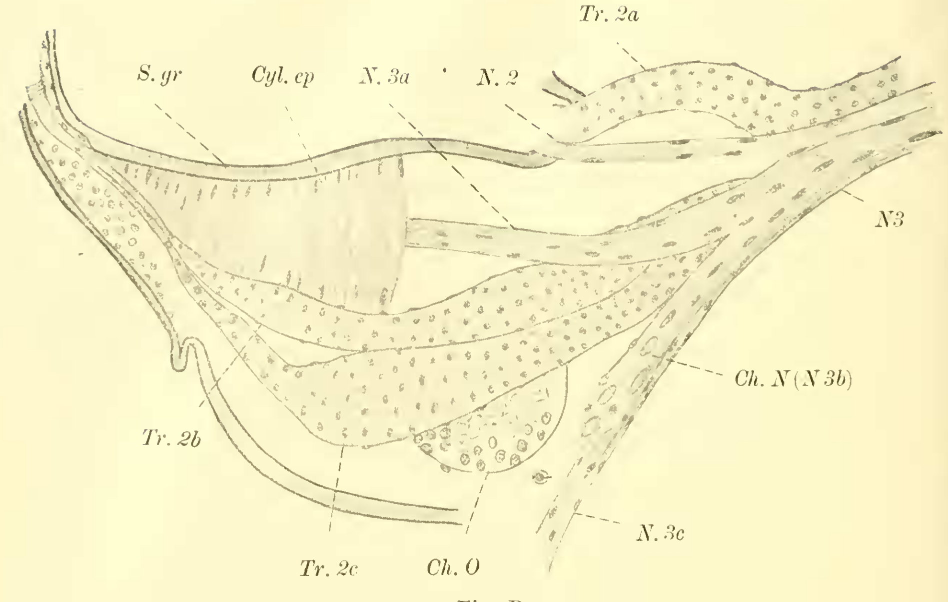


Fig. B.

Flachschnitt durch die Mittelkammer des linken Vorderflügels von *Agrion puella*. Tracheen und Nervenverzweigung. Obj. 6, Okul. 3.
Tr Trachee. *N* Nerv. *S. gr* Sinnesgruben. *Ch. N* Chordotonalnerv. *Cyl. cp* Cylinderepithel. *Ch. O* Chordotonalorgan.

Der andere Ast *N3b* zieht eine ganz kurze Strecke distalwärts und gegen die Hinterkammer, spaltet sich dann und entsendet den kleineren Teil seiner Fasern, *N3d*, nach der Basis der Hinterkammer zur Sinneszellengruppe *D*. Der größere Teil der Nervenfasern innerviert das Chordotonalorgan.

Die Sinnesorgane.

Wir haben hier scharf zu unterscheiden zwischen zwei prinzipiell verschiedenen Typen von Sinnesorganen, nämlich den stiftführenden Chordotonalorganen einerseits und den in Verbindung mit Porenkanälen und oft äußerst kompliziert gebauten Chitinteilen auftretenden Nervenendapparaten andrerseits. Letztere treten bekanntlich je nach der spezifischen Ausbildung der Chitinteile als Sinneshaare, Sinnesborsten, Sinneskegel, Sinneskuppeln, Sinnesgruben usw.

auf und sind hauptsächlich von den Antennen und Palpen vieler Insecten bekannt und auch zum Gegenstand physiologischer Experimente gemacht worden. Ich verweise auf die Arbeiten von Hauser, Forel, Nagel, vom Rath, Ruland und anderen Forschern.

Am Flügel von *Agrion* finden sich innervierte Haare und Borsten sowie Sinnesgruben. Diese sind in 5 Gruppen auf dem Flügel verteilt.

Betrachten wir ein gut aufgehelltes Totalpräparat eines Flügels von *Agrion* unter dem Mikroskop, so werden bei starker Vergrößerung nahe der Flügelwurzel auf der Oberseite zwei Gruppen von winzigen kreisrunden hellen Stellen, die Porenfelder Graber's, sichtbar (Fig. 4). Die eine Gruppe, *Gr. A*, liegt an der Basis der Vorderrandader, die andere Gruppe, *Gr. C*, an der Basis der Radialader.

Die Unterseite zeigt zwei Porenfeldchen, *Gr. B*, an der Basis der Subcostalader, *Gr. D*, an der Basis der Cubitalader.

Eine größere Gruppe, *Gr. E*, von Poren, Sinneshaaren und Borsten befindet sich endlich am gewölbten Hinterrand des Flügels. Das Integument des Vorderflügels trägt an dieser Stelle zahlreiche spitz kegelförmige Fortsätze, welche hohl zu sein scheinen, aber nicht innerviert sind.

Ich bemerke hier gleich, daß Vorder- und Hinterflügel bezüglich der Anordnung der Sinnesapparate und der Innervierung das gleiche Verhalten zeigen und daher eine gesonderte Besprechung des Hinterflügels sich erübrigt.

Die Anzahl der Sinnesgruben ist sehr verschieden groß in den einzelnen Gruppen. Ein genaues Zählen der Poren ist nicht möglich. Da nämlich die Poren meistens an gewölbten Partien der Oberfläche liegen, ist am Totalpräparat natürlich nur eine beschränkte Anzahl derselben sichtbar und zählbar. Außerdem sind die Porenkanäle vielfach verstopft durch Schmutz, der sich auf dem Flügel abgelagert hat, auch wird die Durchsichtigkeit stark beeinträchtigt durch Pigment, das die Hypodermiszellen reichlich führen.

Die Gruppe *C* ist bei weitem die größte, hier konnte ich bei einem günstigen Präparat allein auf der Oberfläche 60 Porenkanäle zählen. Gruppe *A* ist langgestreckt und schmal, die Zahl der Gruben ca. 40.

In den Gruppen der Unterseite zählte ich bei *B* 25 Gruben; Gruppe *D* besteht aus einer Anzahl von Sinneshaaren und wenigen Gruben. Ein besonderes Prinzip in der Anordnung der Porenkanäle

scheint nicht zu bestehen. Sie liegen in mehreren unregelmäßigen Reihen nebeneinander. Bei einigen Objekten ist die ganze Fläche des Porenfeldes von dem umgebenden braunen Chitin durch hellere Färbung unterschieden.

Betrachten wir nun den feineren Bau eines der Elemente, aus welchen sich die Gruppen zusammensetzen.

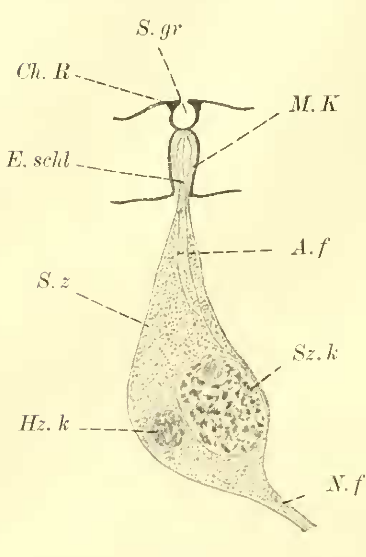


Fig. C.
Sinnesgrube mit Sinneszellen von *Agrion puella*. Obj. 6, Okul. 3. *E. schl* Endschlauch. *A. f* Achsenfaden. *Hg. k* Hüllzellkern. *N. f* Nervenfaser. *M. K* Membranalkanal.

Textfig. C zeigt uns eine Sinnesgrube im Achsenschnitt. Der Bau der Chitinteile ist sehr einfach. In der Umgebung der Grube wölbt sich die Cuticula sanft empor. Dieselbe scheint hier einen Ring von besonders starkem Chitin zu bilden, worauf die dunkle Färbung schließen läßt. Die Grube erweitert sich etwas nach innen (s. Textfig. C) und erscheint auf dem Längsschnitt beinah kreisförmig. Dieser Einsenkung von außen entspricht ein etwa zweimal so tiefer Kanal „Membranalkanal" der Autoren von innen. Beide sind nur durch eine äußerst feine zarte Membran getrennt. Eine Perforation dieser Membran kommt nicht vor.

In diesen Kanal tritt, wie Textfig. C zeigt, das distale Ende einer Sinneszelle. Die Sinneszelle ist langgestreckt, spindelförmig. Der Kern ist 9—12 μ groß, bläschenförmig, im Querschnitt kreisrund, im Längsschnitt elliptisch; er hat einen deutlich erkennbaren Nucleolus und spärliches Chromatin. Der distale Teil der Sinneszellen verengt sich schlauchförmig, wird nach Eintritt in den Membranalkanal wieder etwas breiter und setzt sich schließlich als feine Spitze an die den Kanal nach außen abschließende Membran an. Stiftartige Bildungen wie in den Chordotonalorganen kommen nicht vor, leistenartige Wandverdickungen finden sich in der Spitze, deren Konturen immer verdickt sind. Einen Achsenfaden konnte ich in einigen dieser Sinneszellen beobachten, derselbe verlor sich aber im Plasma in der Nähe des Kerns.

Proximalwärts spitzt sich die Sinneszelle zu und geht in eine Nervenfaser über — wir haben hier also eine typische primäre Sinneszelle. Die einzelnen Fasern vereinigen sich zum Nervenstamm (s. Fig. 6).

Zu jeder Sinneszelle gehören vermutlich zwei Hüll- oder Stützzellen. Die Hüllzellen scheinen der Sinneszelle sehr dicht anzuliegen, ihre Konturen konnte ich mit Sicherheit nicht vollständig bestimmen.

Die Sinneszellen liegen dicht gedrängt in Gruppen beieinander. Am besten läßt sich ihre Gruppierung wie auch ihre Lagebeziehung zur Trachee an Gruppe *C* studieren, die wir auf Fig. 6 im Quer- und auf Fig. 7 im Längsschnitt sehen.

Proximalwärts reichen die Sinneszellen bis zu der Stelle, wo sich der Nerv 3 in *N3a* und *N3b* gabelt, distalwärts bis zum Übergang der Kammer in die Radialader. Fig. 6 stellt einen Querschnitt durch die am weitesten proximal gelegene Partie der Gruppe *C* dar. Wir sehen hier deutlich die innige Anlagerung der Sinneszellen an die Trachee, und zwar liegen sie hier an dem vorderen Abschnitt der Tracheenblase. Distalwärts lagern die Sinneszellen zunächst auf der Doppeltrachee, dann auf *Tr. 2b*. Fig. 7 zeigt einen Flachschnitt durch die Mittelkammer in der Höhe der Sinneszellen. Dieser Schnitt liegt über dem auf Textfig. B dargestellten. Wir sehen von *Tr. 2c* noch die reich pigmentierte Matrix, der Verlauf von *Tr. 2b* ist nur noch durch Spuren von Pigment (im distalen Abschnitt zwischen Sinneszellen und der ebenfalls stark pigmentierten Hypodermis) angedeutet. Die Sinneszellengruppe ist basal durch eine feine Membran begrenzt; wo dieselbe der Trachee anliegt, verwächst sie mit dieser.

In der Mittelkammer haben wir also von oben nach unten folgende Lagebeziehungen: unter dem poriferen Integument lagern die Sinneszellen auf der Trachee *Tr. 2b*, diese ihrerseits liegt wie *Tr. 2c* auf den oben erwähnten Cylinderzellen.

Lagebeziehungen zu Tracheen beobachten wir bei allen Sinneszellengruppen des Flügels, besonders deutlich bei Gruppe *C*, deren Sinneszellen der Tracheenblase anliegen.

In der Gruppe *D* der Unterseite haben wir neben den Sinnesgruben auch beweglich eingelenkte innervierte Haare. Der zu denselben gehörige Zellapparat unterscheidet sich nicht von demjenigen der Sinnesgruben.

Innervierte Borsten befinden sich in Gruppe *E* neben

Sinneshaaren und Sinnesgruben. In Gruppe *A* der Oberseite sah ich bei einem Objekt mehrere kurze, sehr spitze innervierte Borsten.

Das Chordotonalorgan.

Die Erforschung dieses Organs war mit großen Schwierigkeiten verbunden. Aus zahlreichen, nach allen Richtungen durch die Flügelbasis geführten Schnitten gelang es mir lange Zeit nicht, eine richtige Anschauung von Bau und Lage desselben zu gewinnen. Endlich erhielt ich einen schräg geführten Flachschnitt sowie einen schrägen Querschnitt, auf welchen wenigstens die Anordnung und Lage der einzelnen Abschnitte klar zu erkennen war. Das Organ in seiner ganzen Ausdehnung auf einen Schnitt zu bekommen, ist überhaupt nicht möglich, da dasselbe durchaus nicht in einer und derselben Ebene verläuft, sondern mehrere Krümmungen aufweist. Außerdem erscheint das ganze Faserbündel unterhalb der Sinneszellen etwas um seine Längsachse gedreht. Auf Fig. 5 ist das Chordotonalorgan aus mehreren aufeinander folgenden Schnitten kombiniert und in eine Ebene projiziert. Die proximale Anheftestelle des Chordotonalorgans liegt am Dach der Mittelkammer, von hier aus erstreckt es sich distalwärts und in die Hinterkammer, an deren Boden die untere Anheftestelle liegt. Durch diese Lagerung erhält das Organ die bedeutendste Längenausdehnung, die in dem verfügbaren Raum überhaupt erreichbar ist.

In seinem oberen Teil ist das Chordotonalorgan eingebettet in den sich nach vorn erstreckenden Teil der großen Tracheenblase. Von derselben spaltet sich an dieser Stelle die oben erwähnte Doppeltrachee ab, deren hinterem Stamm der die Stiftkörper enthaltende Abschnitt der Sinneszellen anliegt. Gegen hinten folgen die Tracheenblase und Trachee *2b*, so daß das Organ vollständig von luftführenden Hohlräumen umgeben ist[1]). Betrachten wir nun den histologischen Aufbau des Chordotonalorgans etwas genauer.

Distalwärts von der Abspaltung des Chordotonalnerven sind dessen Fasern aufgelockert und gehen in die zu kompakten Bündel vereinigten Sinneszellen über. Zwischen diese dringen feine Fasern

1) Als auffallend muß hervorgehoben werden, daß an dem Stück der Tracheenblase, auf welchem das Chordotonalorgan lagert, die Blasenwand stark verdickt ist durch eine homogene Substanz, welche von der Tracheenmatrix ausgeschieden zu sein scheint. Da das Organ in diese Substanz eingelagert ist, dient sie vielleicht dazu, seitliche Verschiebungen desselben zu verhindern.

ein, welche von den Hypodermiszellen des Daches der Mittelkammer ausstrahlen und auf diese Weise die Festheftung des Organs vermitteln.

Die Sinneszellen sind leicht kenntlich an ihrer spindelförmigen Gestalt und an den großen chromatinarmen Kernen (s. Fig. 5 *S. z*). In kurzem Abstand folgt auf die Lage der Sinneszellen eine zweite Lage von Zellkernen, nämlich die Kerne der Hüllzellen (*H. z*). Diese färben sich intensiv, sind rundlich und mittelgroß. Distalwärts folgen nun die die Stifte enthaltenden Abschnitte der Sinneszellen.

Für die Stifte bei *Agrion* ist charakteristisch, daß sie distal nicht wie die meisten der bisher untersuchten Objekte mit einem Endköpfchen (nach SCHWABE) abschließen, sondern in eine Spitze auslaufen. Der breiteste Teil des Stiftes liegt etwas proximal von dieser Spitze (s. Fig. 5).

Die Länge des Stiftes beträgt 12 μ, der Durchmesser ca. 3 μ. Auf Querschnitten sieht man von der inneren Stiftchenwand 10 feine Leisten in das Lumen vorspringen. Auch ein Achsenfaden in der Mitte des im Querschnitt kreisrunden Gebildes ist zu erkennen. Die Zahl der Stifte beträgt 16.

Distalwärts von den Stiften sehen wir eine Schicht langgestreckter ziemlich heller Zellkerne; diese dürften den Kappenzellkernen SCHWABE's entsprechen. Doch muß ich bemerken, daß es mir bei dem Chordotonalorgan von *Agrion* nicht möglich war, festzustellen, ob die Sinneszellen innerhalb einer Kappenzelle endigen oder ob sie sich selbst bis zur Cuticula fortsetzen.

Der letzte Abschnitt des Organs läuft in ein Bündel langer dünner Fasern aus. Diese heften sich auf einer tympanumartig differenzierten Fläche des Integuments der Unterseite fest. Diese Fläche besteht aus einer dünnen, farblosen Membran, die in zahlreiche feine Fältchen gelegt ist (Fig. 5 *T*). An der Anheftungsstelle selbst ist in die Fältchenhaut ein glashelles, ovales Schildchen eingelassen, das von einem etwas dickeren und dunkler gefärbten Chitinring umgeben ist. Ein Kreis sehr kleiner Zellkerne umgibt das Schildchen, höchst wahrscheinlich Kerne von Hypodermiszellen, welche die Anheftung der Endfasern vermitteln.

Anm. Anhangsweise möchte ich hier noch das Vorkommen eines paarigen Chordotonalorganes am 1. Abdominalsegment von *Agrion* mitteilen, das ich auf meinen Schnittserien fand. Das Organ stimmt in Lage, in Zahl und Anordnung der 4 Sinnesschläuche, auch bezüglich seiner Einlagerung in eine große Tracheenblase mit dem

kürzlich von v. Kennel beschriebenen bei Zünslern und Spannern zu beiden Seiten des 1. Abdominalsegments gelegenen Tympanalorgan überein. Wahrscheinlich finden sich ähnliche Organe an gleicher Stelle auch bei anderen Insecten vor; bei Acridiern befindet sich an gleicher Stelle das bekannte hochdifferenzierte Tympanalorgan.

Nachdem die Innervierung und die Sinnesorgane bei einer Gattung genau untersucht waren, galt es festzustellen, wieweit die bei *Agrion* gefundenen Resultate für andere Gattungen der Libellulidae gelten. Bei der Betrachtung von Totalpräparaten zeigte sich sofort, daß die 5 Gruppen von Sinnesgruben durchaus übereinstimmend vorkommen bei *Aeschna*, *Calopteryx*, *Lestes* und *Libellula*. Daß auch die Innervierung mit der von *Agrion* übereinstimmt, lehrten die Schnitte, ebenso daß sich in den Flügeln dieser sämtlichen Gattungen je ein Chordotonalorgan findet.

Auch der architektonische Aufbau der Flügelbasis zeigt überall dasselbe Schema.

Bei der Untersuchung der feineren anatomischen und histologischen Verhältnisse aber zeigte sich eine geradezu erstaunliche Mannigfaltigkeit. Die Sinnesgruben sind bei *Calopteryx* große ovale Vertiefungen, die am Grund eine schmale, längs gerichtete Spalte haben. Bei *Libellula* sind es runde, sehr kleine und daher äußerst schwer aufzufindende Löcher. Bei *Aeschna* ist der obere Rand der Grube rundlich, vertieft sich aber zu einer schmalen, engen Spalte (s. Fig. 8). Bei *Lestes* sind die Sinnesgruben wie bei *Agrion* gebildet.

Konstant ist die Größe der einzelnen Sinneszellengruppen; die an Sinnesgruben reichste ist überall Gruppe *C* der Oberseite. Auf der Oberfläche zeigt die Cuticula vielfach merkwürdige Chitinstrukturen, so z. B. bei *Aeschna*. Bei dieser Gattung weichen die histologischen Verhältnisse besonders stark von den bei *Agrion* gefundenen ab (s. Fig. 8). Die Hypodermiszellen sind durchweg faserförmig, lang und schmal, die dazwischen eingeschalteten Sinneszellen auffallend groß. Die Basalmembran der Hypodermiszellen ist mit den Tracheen entweder direkt verwachsen oder durch feine Plasmabrücken verbunden. Die Tracheen sind hier alle zu teilweise sehr mächtigen Blasen erweitert.

Ein eigentümliches Vorkommen habe ich noch zu erwähnen: die Costalader von *Aeschna* zeigt sowohl am freien als am inneren Rand je eine Reihe von Chitinverstärkungen in Form von Doppelzapfen. Neben jedem dieser Zapfen steht ein winziges, glashelles Härchen (s. Textfig. D). Die Härchen sind alle proximalwärts um-

gebogen, die am inneren Rand besonders stark. Unterhalb jedes Härchens ist ein langer, feiner, heller Kanal zu verfolgen. Die Lage des Nerven zeigt die etwas schematisierte Textfig. D. Es scheint in hohem Grade wahrscheinlich, daß wir es hier mit Sinneshärchen zu tun haben. Leider war es mir aber bis jetzt nicht möglich, eine Innervierung derselben nachzuweisen, und ich muß mir die weitere Untersuchung dieser merkwürdigen Bilpungen für später vorbehalten.



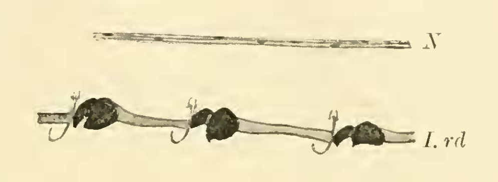


Fig. D.
Aeschna cyanea. Stückchen von der Vorderrandader des Vorderflügels.
Obj. 3, Okul. 3.
A außen. *I* innen.

2. Neuroptera.

Innervierung.

Es sei zunächst mit Hilfe des Übersichtsbildes Fig. 9 die Innervierung des Vorderflügels von *Chrysopa* dargelegt.

Auch hier befindet sich in der Flügelwurzel ein kleiner Hohlraum, in welchem sich der Nerv in 4 Äste teilt. Dieselben sind wie bei *Agrion* von vorn nach hinten mit *N1—4* bezeichnet. *N1* nähert sich dem Vorderrand, läuft demselben eine ganz kurze Strecke parallel und innerviert ein großes Chordotonalorgan, das in einer erkerartig vorspringenden Ausbuchtung des Vorderrands liegt (Fig. 9, 10, 11, 12 u. 14). Vor Eintritt in die Sinneszellen des Chordotonalorgans gibt *N1* ein kleines Ästchen (*N1b*) ab, das unter das Chordotonalorgan tritt und die zahlreichen Sinneshaare der Ausbuchtung innerviert.

Nerv *2* und Nerv *3*, die stärksten der 4 Äste, innervieren die Subcostal- bzw. Radialader (Fig. 9). Diese beiden Adern entstehen aus einer basalen Kammer, die sich sehr bald durch von oben und unten hereinspringende Chitinleisten in zwei Hohlräume teilt, deren Lagebeziehungen ähnlich sind wie bei den homologen Bildungen von *Agrion*. Die Subcostalader biegt nach unten aus, die Radialader nach oben (Fig. 13).

N3 gibt analwärts einen Ast ab, *N3a* (Fig. 9 u. 13), welcher in den Radius 1 geht. Diese Ader entsteht als Seitenzweig der Radialader, verläuft zunächst sehr nahe bei derselben als unbedeutende Ausbuchtung zwischen Ober- und Unterseite, erst etwas weiter distal entfernt sie sich von ihrer Stammader und wird zur kräftig nach unten ausgebuchteten Ader.

Nachdem sich die Radialader deutlich abgesondert hat, spaltet *N3* einen zweiten Ast ab, *N3b*. Dieser endet an 2 Chordotonalorganen, wie aus Fig. 9 ersichtlich. Unmittelbar proximal von diesen Chordotonalorganen erweitert sich die Radialader sehr bedeutend. *N3* samt Trachee *3* liegen dann weiterhin in einer von dem übrigen Hohlraum der Ader gesonderten Röhre, die sich dadurch gebildet hat, daß eine Chitinplatte quer durch die Ader zieht. Noch weiter distal gibt *N3* an Radius *2* ein Ästchen ab, *N3c*.

N4 schließlich wendet sich analwärts und innerviert die beiden Äste der Cubitalader.

Nach Darlegung der Innervierung sei noch das Wichtigste über die Tracheenversorgung des Flügels gesagt.

Es tritt nur eine Trachee an die Flügelbasis heran. Dieselbe erfährt eine Erweiterung auf ungefähr das Dreifache ihres ursprünglichen Lumens. Sie erscheint nun im Querschnitt als breite und flache Ellipse, deren große Achse der Querachse des Flügels parallel liegt. Es spaltet sich zuerst vorn eine Trachee von der Blase ab, die zum Chordotonalorgan am basalen Vorderrand des Flügels tritt. Vom hinteren Abschnitt der Blase schnürt sich eine zweite Trachee ab, welche *N4* in die Cubitalader begleitet. Schließlich teilt sich der Rest in zwei Tracheenstämme, von welchen je einer in die Subcostal- und in die Radialader tritt.

Vorderrand- und Hinterrandader enthalten bei *Chrysopa* weder Nerv noch Trachee.

Die Sinnesorgane.

Während wir bei Libelluliden nur ein Chordotonalorgan an der Flügelbasis fanden und eine reiche Ausbildung der Sinnesgruben, befinden sich im Vorderflügel von *Chrysopa* nicht weniger als 7 Chordotonalorgane. Fig. 12 zeigt eine Totalansicht des Vorderflügels von *Chrysopa*, auf welcher die Lage der Chordotonalorgane und der Sinneskuppeln angedeutet ist.

Die mit Membranalkanälen versehenen Sinnesapparate finden sich hier nur in zwei Gruppen, je einer an der Ober- und Unterseite des

Flügels. Die Chitinteile treten hier nicht als einfache Gruben, sondern als kompliziert gebaute, kuppelförmige Bildungen auf. Ich gebrauche daher für dieselben die von Günther, Freiling und Vogel für die ähnlich gebauten Vorkommnisse bei Schmetterlingen gewählte Bezeichnung Sinneskuppeln. Die Radialader hat an ihrer Oberseite eine große Anzahl dieser Sinneskuppeln, Gruppe *A*. Die Gruppe der Unterseite gehört der Subcostalader an. Außer den Sinneskuppeln finden sich noch innervierte Haare auf sämtlichen Nerven führenden Adern in großer Anzahl.

Die Chordotonalorgane.

Eine besonders reiche Entfaltung haben bei Neuropteren die Chordotonalorgane gewonnen. Wir haben zunächst an der Basis des Vorderflügels das oben erwähnte große Chordotonalorgan, das durch die hohe Zahl seiner Sinnesschläuche und durch seine Lage auffällt. Der erkerartige Vorsprung, in welchem es liegt, entspricht wohl dem Acroptero Berlese's.

Die Wände dieses Vorsprungs sind mit außerordentlich starker, fester Chitinschicht versehen. Der Vorsprung steht oben in offener Verbindung mit der basalen Kammer (Fig. 10), während er sich nach unten zu einer vollständig abgeschlossenen Kapsel vertieft (Fig. 11).

Gegen unten und vorn geht die Cuticula in eine dünne Chitinhaut über, an der sich die distale Anheftungsstelle der Sinnesschläuche befindet. Da die Sinneszellen andrerseits proximal am oberen Rand der Kapsel liegen, entspricht auch hier die Längsrichtung des Organs der längsten Achse des Raumes.

Was nun die Anordnung der Sinnesschläuche betrifft, so liegen dieselben fächerartig nebeneinander, aber in mehreren Lagen. Da der Flachschnitt durch die Kapsel ungefähr einem Halbkreis entspricht (Fig. 11), die innere Wand dem Durchmesser, sind die dem Durchmesser zunächst liegenden und parallel laufenden Schläuche die längsten; nach außen stuft sich die Länge der Schläuche graduell ab.

Das Organ ist aus ca. 40 Sinnesschläuchen zusammengesetzt. Diese sind proximal mit der Hypodermis, der sie dicht anliegen, direkt verwachsen. Der Nerv tritt, ebenfalls dicht an der Hypodermis hinziehend, an die Sinneszellen heran und fasert sich auf. Die Sinneszellen ziehen sich proximalwärts spindelförmig aus und biegen zugleich etwas um, so daß die Nervenfasern im rechten

Winkel aus den Sinneszellen austreten (Fig. 10). Distalwärts verschmälern sich die Sinnesschläuche allmählich, um schließlich in Fasern auszulaufen.

In ihrem allgemeinen Aufbau entsprechen die Sinnesschläuche dem Typus, wie ihn v. Adelung und besonders Schwabe für diese Gebilde festgestellt haben.

Jeder Sinnesschlauch besteht aus Sinneszelle mit Stiftkörper und 2 Hüllzellen, von welchen die distal gelegene von Schwabe Kappenzelle genannt wird. Die Kerne dieser Zellen bilden 3 in jedem Chordotonalorgan in gleicher Weise angeordnete Schichten. Die Sinneszelle setzt sich bei unserem Organ bis zur distalen Anheftungsstelle innerhalb ihrer Hüllzellen fort.

Auf der etwas schematisierten Textfig. E ist ein einzelner Sinnesschlauch dargestellt.

Die Sinneszelle hat einen auffallend großen (15 μ langen) länglich ovalen Kern, mit spärlichem, gleichmäßig verteiltem Chromatin. Das Zellplasma ist feinkörnig. In einer einzigen Sinneszelle war ein Achsenfaden zu verfolgen, welcher sich oberhalb des Kerns in zwei Fasern spaltete, die sich unterhalb desselben wieder vereinigten. Distal vom Kern wird die Sinneszelle schmal und tritt in die Hüllzelle ein. Innerhalb dieser folgt nun der den Stift führende Abschnitt der Sinneszelle, der Stiftkörper.

Die Stifte färben sich am besten durch Eisenhämatoxylin. Sie sind zylindrisch geformt, 12 μ lang, im Querschnitt kreisrund. Die innere Wand hat wie bei *Agrion* 10 feine ins Lumen einspringende Rippen, wie sie auch v. Adelung und Schwabe bei den Stiften der Orthopteren gefunden haben. Distal endet der Stift mit einem Endköpfchen. Dieses ist oben etwas eingebuchtet, unten abgerundet. Einen Kanal im Köpfchen (Kopfkanal der Autoren) konnte ich nicht sicher feststellen, doch sah ich vielfach bei tiefer Einstellung einen hellen Streifen im Innern (s. Textfig. E).

Was das färberische Verhalten der einzelnen Teile des Stiftkörpers betrifft, so kann ich hierin voll und ganz die Befunde Vogel's bestätigen: die äußere Wand bleibt blaß, während sie nach innen samt ihren Rippen eine Färbung annimmt, wie sie die innersten Lagen der Cuticula und die tiefer gelegenen Chitinteile der Sinneskuppeln zeigen.

Der Achsenfaden ist innerhalb des Stiftkörpers meist scharf zu unterscheiden; er ist hier etwas verdickt und endet im Stiftköpfchen. Ich glaube nicht, daß die Sinneszelle mit dem Stiftkörper endet,

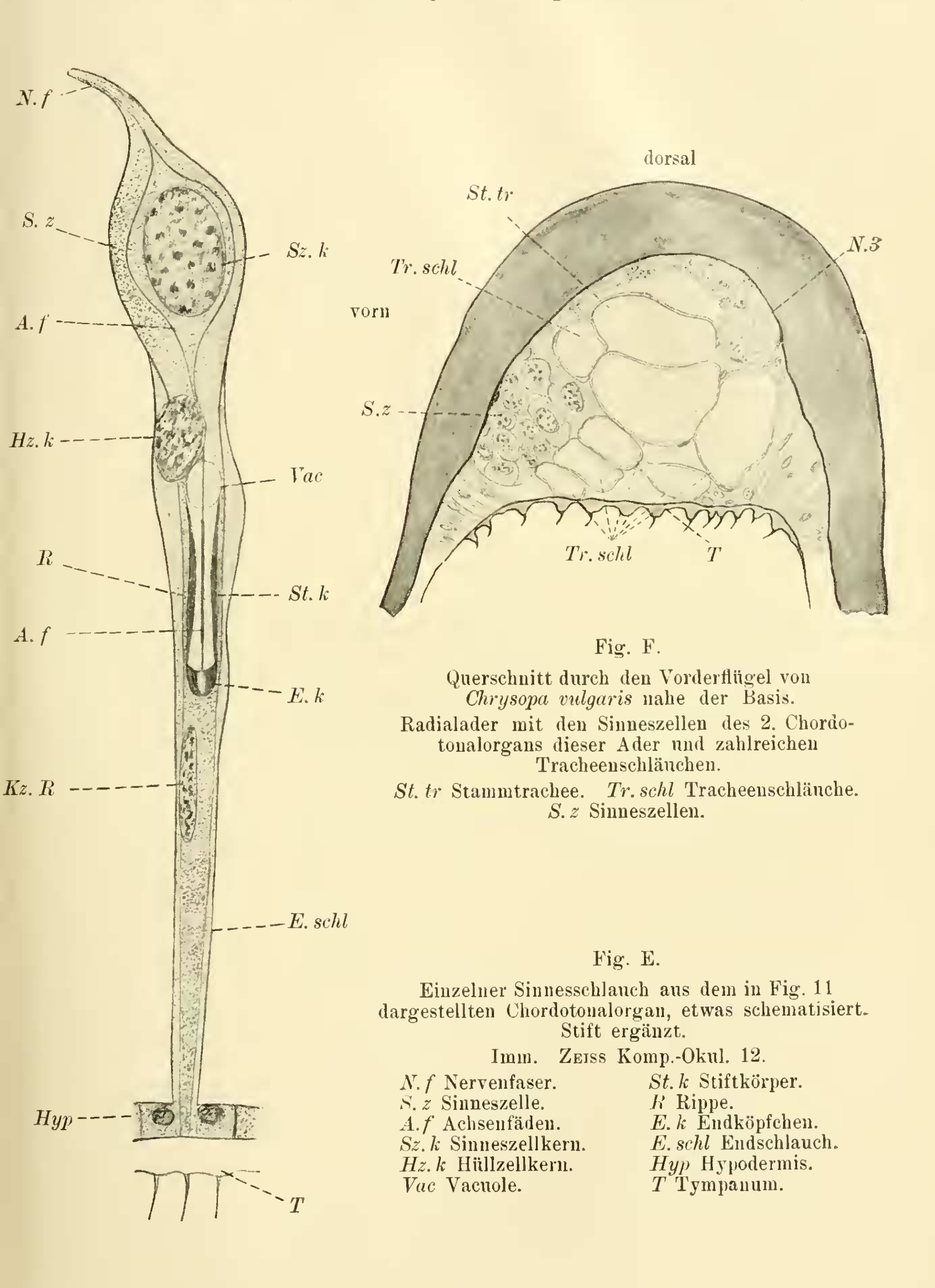


Fig. F.

Querschnitt durch den Vorderflügel von *Chrysopa vulgaris* nahe der Basis.
Radialader mit den Sinneszellen des 2. Chordotonalorgans dieser Ader und zahlreichen Tracheenschläuchen.
St. tr Stammtrachee. *Tr. schl* Tracheenschläuche. *S. z* Sinneszellen.

Fig. E.

Einzelner Sinnesschlauch aus dem in Fig. 11 dargestellten Chordotonalorgan, etwas schematisiert. Stift ergänzt.

Imm. Zeiss Komp.-Okul. 12.

N. f Nervenfaser.
S. z Sinneszelle.
A. f Achsenfäden.
Sz. k Sinneszellkern.
Hz. k Hüllzellkern.
Vac Vacuole.
St. k Stiftkörper.
R Rippe.
E. k Endköpfchen.
E. schl Endschlauch.
Hyp Hypodermis.
T Tympanum.

vielmehr daß dieselbe sich distalwärts vom Stiftköpfchen als feiner Strang bis zur Anheftungsstelle innerhalb der Kappenzelle fortsetzt.

An einigen Sinnesschläuchen war unmittelbar proximal vom Stift eine Vacuole zu bemerken, indessen lange nicht so konstant, wie sie Schwabe bei den Stiftskörpern der Orthopteren fand.

Die Reihe der Stiftkörper liegt zwischen den beiden Schichten der proximalen Hüllzellkerne einerseits und der distalen Kappenzellkerne andrerseits. Jene sind kuglig, ziemlich groß und nehmen das Hämatoxylin intensiv auf. Die Kappenzellkerne dagegen haben längliche Form und färben sich schwächer. Eine Grenze zwischen Hüll- und Kappenzelle war trotz vielen Bemühens nicht nachzuweisen.

Distalwärts setzen sich die Endfasern, zwischen den Hypodermiszellen durchtretend, an die Cuticula an.

Eine (bindegewebige?) Membran mit zahlreichen kleinen Kernen umgibt das ganze Organ.

Die Chordotonalorgane der Adern.

Während das oben geschilderte Chordotonalorgan durch die verhältnismäßig klare Anordnung seiner Elemente der Untersuchung zugänglich war, bereiteten die übrigen große Schwierigkeiten.

Außer dem basalen Chordotonalorgan fand ich noch 6 solcher Organe und zwar je 2 in den der Basis zunächst gelegenen Teilen der 3 Adern, welche die Mitte des Flügels einnehmen, in der Radialader, dem Radius *1* und der Cubitalader. Die Lage derselben ist auf dem Übersichtsbild Fig. 9 angegeben: der Flügelwurzel zunächst liegen die beiden Chordotonalorgane des Radius, in beinahe gleicher Höhe diejenigen der Cubitalader *1*, weiter distalwärts endlich die beiden Organe der Radialader.

Alle 6 Organe haben gemeinsam, daß ihre proximale Anheftung an der Cuticula der Oberseite, die distale an der Unterseite liegt. Das Integument der Unterseite ist in diesem ganzen Bezirk außerordentlich zart, tympanumartig. Die 3 Chordotonalorgane bergenden Adern sind nach unten durch eine feine Membran abgeschlossen, die von kleinen papillenartigen Erhebungen bedeckt ist, die in feinste Härchen auslaufen (s. Textfig. F). Diese Membran verläuft ununterbrochen von der dicken Chitinleiste, welche die Subcostal- von der Radialader trennt, bis zu einer ähnlichen Leiste hinter der Cubitalader *1*. Unmittelbar distalwärts von der distalen Anheftungsstelle der Chordotonalorgane tritt an Stelle

der tympanumartigen Membran im Bereich der Adern wieder dickeres Chitin auf. (Der Umriß der tympanumartigen Differenzierung der Unterseite des Flügels wurde auf Fig. 9 durch gestrichelte Linie [*T*] angedeutet.)

Die Chordotonalorgane des Radius und der Cubitalader *1* haben je 9 Sinnesschläuche. Die Sinneszellen liegen stets der Hypodermis der Oberseite dicht an und sind mit dieser verwachsen, die Endfasern heften sich an das oben beschriebene Tympanum an. Sinneszellen und Stiftkörper bieten auf Querschnitten dasselbe Bild wie oben geschildert. Sie liegen in dichtem Bündel aneinander. Hüll- und Kappenzellen bilden sehr enge Schläuche. Die einzelnen Bestandteile der Organe sind außerordentlich klein. Dieser Umstand und die Schwierigkeit, Längsschnitte durch das ganze Organ zu bekommen, erschweren die Untersuchung sehr.

Es seien noch einige Beobachtungen über die in der Nähe der Chordotonalorgane verlaufenden Tracheen beigefügt. Die Trachee des Radius *1* ist in der Nachbarschaft der Chordotonalorgane derartig erweitert, daß sie den ganzen von den Sinnesschläuchen freigelassenen Raum vollständig ausfüllt, ihre Wand preßt sich dicht der Hypodermis an, und ihre Matrix ist mit der Basalmembran der Hypodermiszellen verwachsen. Die ohnehin unbedeutende Trachee in Cubitalader *1* zeigt dagegen keinerlei Differenzierung.

Die Chordotonalorgane der Radialader liegen in dem oben erwähnten stark erweiterten Abschnitt derselben, wodurch eine bedeutendere Entfaltung ermöglicht ist als bei den letzterwähnten Organen.

Die Zahl der Sinnesschläuche beträgt in beiden Organen 13. Die Festheftung der beiden Endpunkte verhält sich wie im Radius *1* und in der Cubitalader *1*: die proximale liegt oben und gegen hinten, die distale unten und vorn. Die Sinneszellen liegen auch hier sehr dicht aneinandergepreßt.

Das zweite der beiden Organe zeigt einige Besonderheiten: die 13 Stiftkörper sind in einer Art Doppelreihe, die der hinteren Wand parallel zieht, angeordnet (Textfig. G a). Im Querschnitt zeigen die einzelnen Stiftkörper verschiedenen Durchmesser, und zwar findet von oben nach unten gleichmäßige Abnahme der Größe statt. Der Durchmesser des größten Stifts beträgt 4,5 μ, der des kleinsten kaum 2 μ.

Die Endköpfe sind groß und haben einen Durchmesser von annähernd 5 μ. In Textfig. G b ist ein Stift im Längsschnitt dargestellt.

Diese Stifte fallen durch ihre Form auf: sie sind birnförmig, proximalwärts zugespitzt, 9 μ lang. Die Querschnitte zeigen, daß auch hier die innere Wand mit 10 Rippen versehen ist. Der Achsenfaden scheint sich kegelförmig verbreitert an das Köpfchen festzusetzen. Das Köpfchen ist durchaus solid und weist keinen Kopfkanal auf.

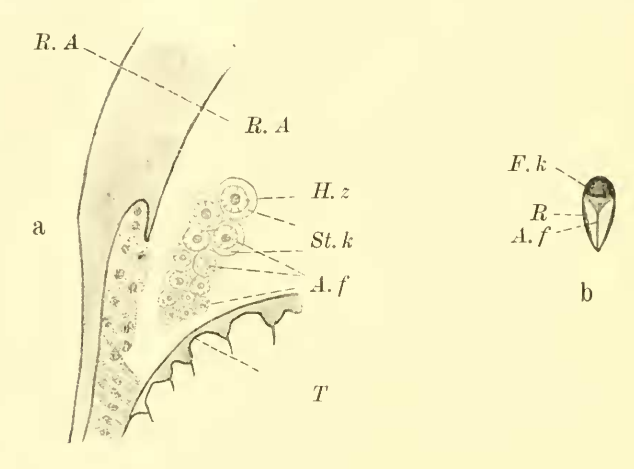


Fig. G.
a Querschnitt durch dasselbe Chordotonalorgan wie in Textfig. F in Höhe der Stiftkörper.
b Stiftkörper in der Längsachse getroffen.
R. A Radialader. *A. f* Achsenfaden. *St. k* Stiftkörper. *H. z* Hüllzelle. *E. k* Endköpfchen. *R* Rippe.

Die Kappenzellen sind auffallend flach und liegen wie die Blätter eines Buches aufeinander. Ihre Länge ist sehr verschieden, proportional der Größe der in sie eintretenden Sinneszellen. (An der Eintrittsstelle in die Kappenzellen bilden die Sinnesschläuche einen Winkel.)

Auch hier beobachten wir eigentümliche Umbildungen der Trachee: dieselbe gibt dicht hintereinander eine Anzahl kurzer Tracheenschläuche ab (Textfig. F), welche unmittelbar hinter dem Organ blind endigen. Weiter distal erweitert sich die Stammtrachee bedeutend, so daß sie den ganzen Hohlraum der Ader ausfüllt.

Die Sinneskuppeln.

Wie oben gesagt, finden sich dieselben in zwei Adern, nämlich der Radialader und der Subcostalader. Die Radialader ist an ihrer Basis (Oberseite) dicht besetzt mit Sinneskuppeln, im ferneren Ver-

lauf der Ader kommen sie zerstreut vor, die am weitesten distal gelegenen sitzen unmittelbar vor der Abzweigung von Radius 2.

Die Sinneskuppeln der Unterseite sind von der Basis der Subcostalader an einzeln zu beobachten bis ungefähr zu der Stelle, wo die 4. der feinen, Costal- und Subcostalader verbindenden Queradern abzweigt (Fig. 12).

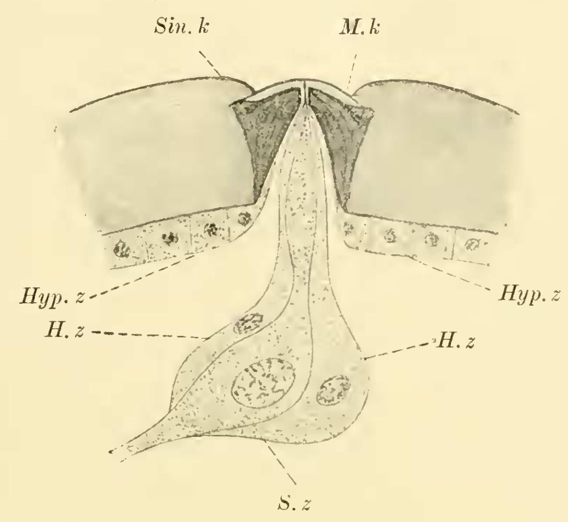


Fig. H.

Chrysopa vulgaris. Sinneskuppel im Achsenschnitt, etwas schematisiert. Imm. Zeiss Komp.-Okul. 12.
Sin. K Sinneskuppel. *M. k* Membranalkanal. *Hyp. z* Hypodermiszellen. *H. z* Hüllzelle.

Die Sinneskuppeln zeigen sich, von oben betrachtet, als ringförmige Vertiefungen der cuticularen Oberfläche, die jeden Ring mit einem kleinen Wall umgibt. In die Öffnung ragt von unten eine flachgewölbte Kuppel empor. Textfig. H zeigt eine Sinneskuppel längs geschnitten. Die Kuppel besitzt in ihrer Mitte einen unten ziemlich weiten, nach oben sich stark verengernden Kanal, den Membranalkanal. Dieser endet in einer das Kuppeldach bis auf eine feine Membran durchsetzenden Rinne (Textfig. H). Die in den Ring hineinragende Kuppe des Gebildes besteht aus hartem Chitin; es verhält sich der Färbung gegenüber völlig neutral. Die tiefer gelegenen Teile der Kuppel färben sich rasch und leicht, und zwar in einem Ton, wie ihn die innersten Chitinschichten annehmen. Im feineren Bau weichen die Kuppeln von denen der Schmetterlings-

flügel, wie sie von Freiling, Günther und Vogel beschrieben wurden, wesentlich ab. Wir haben zwar auch eine geschlossene Kuppel, dieselbe ist aber weniger stark gekrümmt und breiter als bei jenen Objekten. Die größte Breite der Kuppel beträgt 6 μ, die Höhe ebenfalls 6 μ.

Bei der Untersuchung des zugehörigen Zellapparats finden wir denselben Typus wie bei den Zellen der Sinnesgruben von *Agrion*: spindelförmige Sinneszelle, großen ovalen Kern mit wenig Chromatin. Unterhalb des Membranalkanals ist der Endschlauch sehr dünn, verbreitert sich wieder beim Eintritt in denselben, um schließlich in einer lang ausgezogenen Spitze zu enden. Diese stößt nach Durchsetzung des feinen Kuppelkanals an die Membran an. Ein Achsenfaden ist häufig im distalen Teil des Endschlauchs zu sehen und bis in die Nähe des Kerns zu verfolgen. Proximal wird auch diese Sinneszelle zur Nervenfaser.

Jeder Sinneszelle gehören zwei Hüllzellen zu; dieselben dringen mit ihren distalen Enden in den Membranalkanal mit ein, denselben ausfüllend.

Sinneshaare.

Von diesen haben wir bei *Chrysopa* zwei etwas voneinander abweichende Formen:

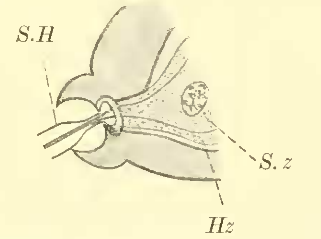


Fig. J.
Chrysopa vulgaris. Sinneshaar im Längsschnitt.
Imm. Zeiss Komp.-Okul. 12.
H. z Hüllzelle.
S. z Sinneszelle,
S. H Sinneshaar.

Der eine Typus zeigt ein blasses, sehr feines langes und spitzes Härchen. Dasselbe ist am Grund einer breiten Chitinalveole eingepflanzt (Textfig. J). Dagegen ist der andere Typus der des gewöhnlichen Tasthaares, derb, stark chitinisiert, in enger Alveole beweglich eingelenkt. Die Endschläuche von Sinneszellen treten bei den beiden Typen in den Grund der Alveole ein.

Beide Arten von Haaren kommen auf sämtlichen innervierten Adern vor. Die letztere ist bei weitem die häufigere.

Der Hinterflügel.

Vorder- und Hinterflügel weichen in Beziehung auf ihre Innervierung und die Sinnesorgane nur in wenigen Punkten voneinander ab. Auch an die Basis des Hinterflügels tritt ein Nervenstamm heran. Dieser teilt sich in drei Äste. Der kleine Ast, welcher im Vorderflügel das große Chordotonalorgan innerviert, fehlt. Es tritt also hier *N1* in die Subcostalader, *N2* in die Radialader, *N3* in die Cubitalader.

Das weitere Verhalten der Nerven entspricht völlig dem der Vorderflügelnerven.

Was die Sinnesorgane betrifft, so ist der Hinterflügel mit ihnen ebenso ausgestattet wie der Vorderflügel, nur fehlt das große basal gelegene Chordotonalorgan am Vorderrand.

Befunde bei *Osmylus chrysops* L.

Die Untersuchung von flachen Querschnitten ergab große Übereinstimmung mit *Chrysopa* in Beziehung auf Innervierung und Sinnesorgane. Die Chordotonalorgane sind in gleicher Anzahl und Verteilung vorhanden, morphologisch und histologisch zeigen sich manche Differenzierungen. Die Stifte sind schlanker und länger (9 μ) als bei *Chrysopa*.

Ascalaphus macaronius Scop. konnte ich nur auf Totalpräparat untersuchen, da mir von diesem selteneren Insect nur ein Exemplar zur Verfügung stand. Auf der Oberseite des Flügels, Radialader, sah ich 18—20 ziemlich große, in zwei Reihen angeordnete Sinnesgruben. An der Unterseite waren keine Poren zu finden. Bei der starken Pigmentierung und dem Reichtum an langen weichen Haaren ist es jedoch sehr wahrscheinlich, daß die Sinnesgruben zwar vorhanden, aber der Beobachtung entzogen sind.

3. **Orthoptera.**

Da die Orthopteren seit langer Zeit die klassischen Objekte für die Untersuchung chordotonaler Organe sind, lag der Wunsch nahe, zu erfahren, ob sich solche auch in ihren Flügeln nachweisen lassen. Ich untersuchte die Flügelwurzeln der Vorder- und Hinterflügel folgender Arten auf Quer- und Flachschnitten.

In Beziehung auf Chordotonalorgane ergaben diese Untersuchungen durchaus negative Resultate. Dagegen fand ich Sinnesgruben auf den Hinterflügeln von *Phaneroptera*, *Meconema*

und *Locusta* und zwar je eine Reihe von 10—12 Gruben auf der Radialader, Oberseite, und auf der Subcostalader, Unterseite.

Bei *Psophus* stehen an den entsprechenden Stellen zahlreiche kurze helle, anscheinend innervierte Borsten.

Eine große Gruppe von Sinneshaaren tragen die Hinterflügel an der Basis; der Nerv gibt vor Durchsetzung des Flügelgelenks einen Ast an diese Gruppe ab.

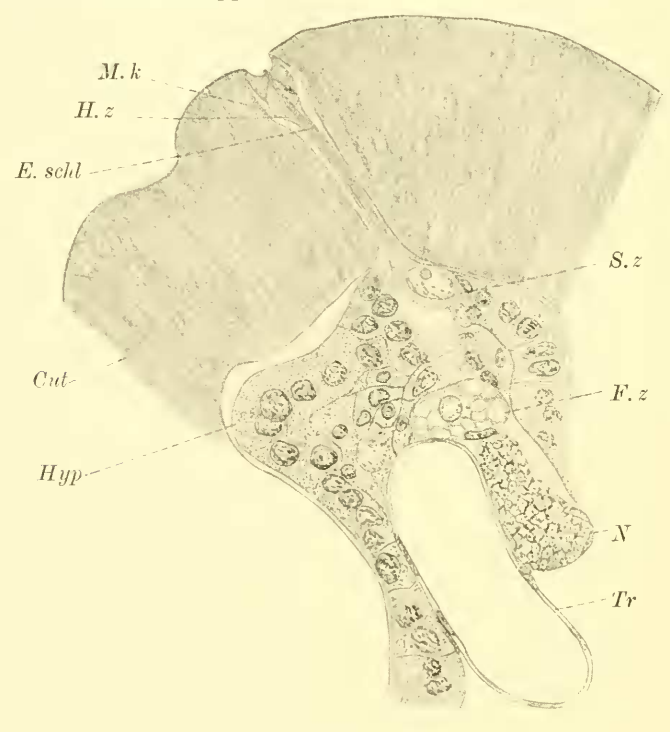


Fig. K.

Basis der Radialader des Hinterflügels von *Locusta cantans*, quer. Sinnesgrube mit zugehörigem Zellapparat, Trachee und Nerv.
Obj. 6, Okul. 3.
M. k Membranalkanal. *H. z* Hüllzelle. *E. schl* Endschlauch. *Cut* Cuticula. *Hyp* Hypodermis. *S. z* Sinneszelle. *F. z* Fettzelle. *N* Nerv. *Tr* Trachee.

In Textfig. K und L gebe ich einen gelungenen Schnitt durch eine Sinnesgrube von *Locusta cantans* mit zugehörigem Zellapparat. Die Sinnesgrube zeigt sich als mäßig vertiefte Einsenkung, unterhalb welcher eine Schicht von weniger hartem Chitin liegt. Letztere senkt sich halbkugelförmig in den Membranalkanal ein, ringsum von

letzterem umgeben und von der Cuticula getrennt, so daß er mit dieser nur durch eine schmale Brücke zusammenhängt. Der Membranalkanal ist sehr lang und eng, er erweitert sich nach außen kelchförmig. Der Sinnesschlauch ist von der Hüllzelle umgeben, letztere verbreitert sich oben und erfährt in der kelchförmigen Erweiterung des Kanals eine rundliche Anschwellung, in welcher ihr Kern liegt. Die Sinneszelle bleibt schlauchförmig, spitzt sich nach außen zu, und beide Zellen durchsetzen gemeinsam die halbkuglige Chitinschicht.

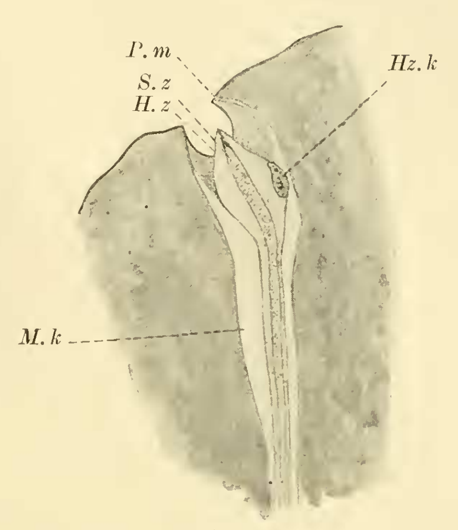


Fig. L.

Endschlauch des in Fig. K dargestellten Sinnesorgans. Imm. Okul. 12.
P. m Polstermasse; sonst wie Fig. K.

4. Hymenoptera.

Aus der Ordnung der Hymenoptera kamen *Vespa rufa* und *Vespa pilosella* zur Untersuchung. Ich bespreche auch hier zunächst die Innervierung der Flügel und dann die auf bzw. in denselben vorkommenden Sinnesorgane und zwar a) die Sinneskuppeln, b) das Chordotonalorgan. Fig. 16 zeigt einen Querschnitt durch die Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*. Wir finden auch hier eine deutlich hervortretende Kammerung; Vorder- und Mittelkammer sind durch eine starke Chitinleiste getrennt.

Innervierung.

Der sehr starke Flügelnerv teilt sich in 3 Hauptäste. Ein Ast, *N1*, tritt in die Vorderkammer ein. Der größte Teil seiner Fasern geht über in die Sinneszellen einer großen Gruppe von Sinneskuppeln (Fig. 16, *Gr. A*), der Rest von *N1* tritt in die Vorderrandader.

Ein zweiter, vom Flügelnerven sich abzweigender Nervenast, *N2*, tritt in die Mittelkammer ein (Fig. 16). *N2* ist bei weitem der stärkste der 3 Nervenäste. Er innerviert die Sinneszellen der in der Mittelkammer sich befindenden Gruppe von Sinneskuppeln

(s. Fig. 16 *Gr. B*). *N2* teilt sich noch einmal und entsendet ein Ästchen an das Chordotonalorgan; der Hauptast bildet den Nerven der Subcostalader.

Auch die Hinterrandader besitzt einen Nerven, *N3*, dessen Abzweigungsstelle vom gemeinsamen Stamm ich aber leider nicht feststellen konnte.

Die Sinnesorgane der Flügel.

a) Sinneskuppeln.

Fig. 15 gibt die Abbildung der Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*. Für die Bezeichnung der Chitinstücke wähle ich die von Stellwaag in seinem: „Studien über die Honigbiene II, Bau des Flugapparats der Biene“ gebrauchten Ausdrücke.

Auf der Oberseite befindet sich eine längliche Gruppe von Sinneskuppeln und zwar liegt dieselbe zwischen den beiden Chitinplatten, die, aus offenbar sehr starker Chitinschicht bestehend, der Basis des Flügels aufgelagert erscheinen, der Präcostal- und der Costalplatte (s. Fig. 15 *P. c. p* und *Cost. p*). Die Zahl der Sinneskuppeln dieser Gruppe beträgt ca. 170.

Auf der Unterseite ist eine sehr große Anzahl von Sinneskuppeln; dieselben bilden eine vordere und eine hintere Gruppe, in jener sind ca. 70, in der letzteren dagegen ca. 300 einzelne Kuppeln zu zählen.

Weitere Sinneskuppeln sind auf dem Pterostigma und zwar 8 an der Ober-, 9 an der Unterseite.

Das Pterostigma scheint auch bei anderen Insectenordnungen an Sinnesorganen reicher zu sein als die umgebenden Bezirke. So wies Vogel bei Schmetterlingen an der dem Pterostigma des Vorderflügels entsprechenden Stelle zahlreiche innervierte Schuppen nach, welche in den benachbarten Bezirken fehlen oder nur spärlich vertreten sind.

Sehr überrascht war ich, bei *Apis mellifica* die Kuppeln des Pterostigmas in derselben Anordnung und Zahl zu finden wie bei *Vespa rufa*. Leider fehlte mir ein größeres Vergleichsmaterial, um weitere Nachforschungen auf diesem Gebiete anzustellen. Es wäre interessant, zu prüfen, ob sich derartige, hinsichtlich der Lage und Zahl leicht zu kontrollierende Gebilde wie die Sinneskuppeln etwa innerhalb der verschiedenen Gattungen und Familien der Aculeaten

so konstant erhalten, wie das nach VOGEL für gewisse Kuppeln (z. B. die Randkuppeln) auf den Adern der Schmetterlingsflügel gilt.

Außer den bisher erwähnten findet sich endlich noch eine Reihe von 8 Sinneskuppeln auf dem letzten Abschnitt der Subcostalader vor ihrer Einmündung in die Vorderrandader.

Der Bau der Chitinteile der Sinneskuppeln ist aus Fig. 17 ersichtlich. Im Achsenschnitt zeigt sich eine runde, flache Grube, in deren Umgebung die Cuticula sanft emporgewölbt ist. In die Grube ragt von innen eine kleine Kuppel, die bis auf eine dünne Chitinmembran von einem feinen Kanal durchbohrt ist. Die Kuppel färbte sich auch hier intensiv mit Hämatoxylin wie die innersten, der Hypodermis benachbarten Partien des Chitins, wie dies auch von WEINLAND, VOGEL, JANET und HOCHREUTER beobachtet wurde.

Die Membranalkanäle erweitern sich nach innen; ihre Länge ist, der verschiedenen Mächtigkeit der Chitinschicht entsprechend, sehr wechselnd. Die zugehörigen Sinneszellen unterscheiden sich nicht wesentlich von den oben beschriebenen, besonders ausgeprägt ist ihre lange Spindelform. Sie sind sehr enge zusammengelagert, zwischen ihnen findet man zahlreiche Stützzellen.

Auch bei den von mir untersuchten Hymenopteren befindet sich ein Tracheenstamm in der Nähe jeder Gruppe von Sinneskuppeln. Blasenartige Erweiterungen derselben sind indessen nicht zu bemerken.

Das Chordotonalorgan.

Im Gegensatz zu den Neuropterenflügeln, deren reiche Ausstattung mit Chordotonalorganen wir oben kennen gelernt haben, hat der Flügel von *Vespa* nur ein einziges großes derartiges Organ. Dieses liegt in der Mittelkammer der Flügelbasis, unmittelbar distal von der Gruppe der Sinneskuppeln der Oberseite. Die proximale Anheftungsstelle liegt an der Oberseite des Flügels, die distale an der Unterseite. Auf Flachschnitten zeigt das Chordotonalorgan des *Vespa*-Flügels Fächerform. Die einzelnen Sinnesschläuche lagern sehr dicht aneinander. Die Elemente sind hier klein, aber in großer Zahl vorhanden.

Das Organ hat vollständig den für Chordotonalorgane typischen Bau.

Bei der Betrachtung der Sinneszellen fällt die Konzentrierung des Plasmas um den großen chromatinarmen Kern auf. Die Endfasern der Sinneszellen durchziehen den ganzen, durch Hüll- und

Kappenzellen gebildeten Hüllschlauch und inserieren schließlich an einer mit zarter Cuticula bedeckten Stelle der Unterseite des Flügels.

Die Stiftkörper enden mit kegelförmigem Köpfchen, das sich distalwärts in einen eine ziemlich große Strecke weit zu verfolgenden Faden fortsetzt. Auch hier ist der Achsenfaden innerhalb des Stiftkörpers deutlich zu sehen, proximalwärts verliert sich derselbe in dem den Kern umgebenden Plasma der Sinneszelle. In einigen Sinneszellen war, unmittelbar proximal vom Stiftkörper, je eine vom Achsenfaden durchzogene Vacuole zu sehen.

An der Basis des Hinterflügels entsprechen die Gruppen der Sinneskuppeln vollkommen denen des Vorderflügels. Desgleichen stimmt auch das in der Hinterflügelwurzel gelegene Chordotonalorgan in seinem Bau und seiner Lage mit dem des Vorderflügels überein.

5. **Diptera.**

Das Vorkommen poriferer Integumentstrecken auf den Flügeln und Schwingern der Dipteren ist längst bekannt, und ich kann daher in bezug auf ihre Verteilung und ihren Bau auf frühere Autoren, Hicks, Graber, Weinland u. A. verweisen.

Die Ausstattung der von mir untersuchten Dipteren-Flügel mit Sinneskuppeln ist eine sehr reiche, die Anordnung derselben aber bei den einzelnen Familien verschieden. Da wir auch über die Chordotonalorgane des Schwingers bereits gut unterrichtet sind (Weinland, Lee, Pflugstaedt u. A.), beschloß ich, nur die Vorderflügel auf Chordotonalorgane hin zu untersuchen, worüber einwandfreie Untersuchungen nicht vorliegen.

Das Chordotonalorgan.

Graber gibt das Vorkommen von stiftführenden Sinneszellen im Flügel von *Eristalis tenax* L. an. Da er aber die Stifte in zu Membranalkanälen gehörigen Sinneszellen beobachtet haben will, ist es fraglich, ob er das im Dipteren-Flügel vorkommende Chordotonalorgan überhaupt gesehen hat. Das Chordotonalorgan liegt hinter der Stelle, wo Subcostal- und Radialader voneinander abzweigen. Auf Fig. 14 ist das Chordotonalorgan des Flügels von *Eristalis floreus* in einem Flachschnitt dargestellt. Über den Bau desselben ist Folgendes hervorzuheben. Da bei diesem Organ die einzelnen

Schläuche nicht so eng zusammenliegen wie bei den bisher betrachteten, gelang es mir, die Grenzen der Hüll- und Kappenzellen genau festzustellen.

Dieselben liegen ungefähr auf einer Höhe mit der Mitte der Stiftkörper. Zwischen Hüll- und Kappenzelle ist jeder Sinnesschlauch eingeschnürt. Die Hüllzellen sind klein, haben rundliche sich stark färbende Kerne und umhüllen den die Vacuole enthaltenden Abschnitt des Schlauches.

Die sogenannten Kappenzellen sind viel länger, sie umhüllen die Sinneszellen bis zur distalen Anheftungsstelle. Daß aber die Sinneszellen selbst sich bis dorthin innerhalb der Kappenzellen fortsetzen und nicht letztere den Endabschnitt des Sinnesschlauchs bilden und die Anheftung vermitteln, zeigt sich bei dem Chordotonalorgan von *Eristalis floreus* aufs unzweideutigste. Ganz deutlich sieht man innerhalb des körnigen Plasmas der Kappenzellen die mehr faserige Struktur des Plasmas der Endabschnitte der Sinneszellen. Die Endschläuche der Sinneszellen in den Chordotonalorganen der Flügel verhalten sich somit etwas anders als z. B. die von Schwabe bei den tympanalen Sinnesapparaten der Orthopteren beschriebenen Endschläuche, die sich nicht bis zur Hypodermis erstrecken. Es werden diese vielmehr durch Vermittlung der Kappenzellen mit dem Integument verknüpft. Hingegen konnten andere Autoren beobachten, daß die Endschläuche der Organe anderer Insectenordnungen direkt am Integument befestigt sind (Haagemann, Vogel, Schön). In der Befestigung an der Hypodermis der Oberseite des Flügels, des Eintritts der Nervenfasern sowie der Form der Sinneszellen und ihrer Kerne gleicht dieses Chordotonalorgan vollständig den schon bei anderen Insectenordnungen beschriebenen. Das Plasma der Sinneszelle ist um den Kern konzentriert; aus dieser Plasmamasse heraus tritt der Achsenfaden, durchsetzt die Vacuole und tritt in den Stiftkörper ein. Die Vacuole nimmt den an das proximale Ende des Stiftkörpers anschließenden Teil der Sinneszelle vollständig ein.

Ich gebe auf Textfig. M diese Partie in stärkerer Vergrößerung wieder. Die betreffenden Abschnitte der Sinneszellen sind in verschiedenem Grad ausgebaucht und dadurch verkürzt.

Die Stiftkörper von *Eristalis* haben ihre größte Breite in der Mitte, die Köpfchen sind länglich, kegelförmig und laufen in lange Endfäden aus, die sich bis zur halben Länge der Kappenzelle ver-

folgen lassen und deren Fortsetzung bis zur Anheftungsstelle mir zweifellos erscheint.

Der Achsenfaden ist innerhalb der Vacuole häufig verdickt. Über die Natur des Achsenfadens sind die Ansichten der Autoren geteilt. Während Schwabe und v. Adelung denselben als reizleitende Fibrille auffassen, ist Vogel der Ansicht, daß wir im Achsenfaden ein chitiniges, organisch mit dem Stiftkörper zusammenhängendes Gebilde vor uns haben, welchem Stützfunktion zukommt.

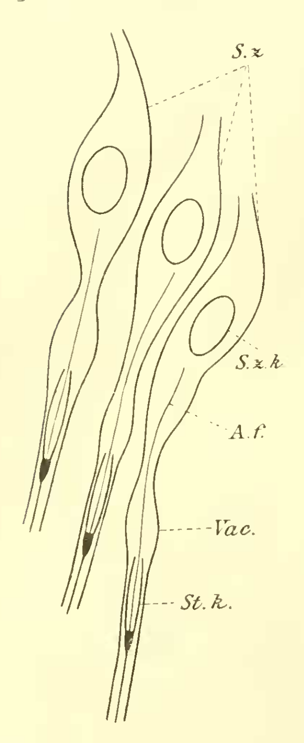


Fig. M.

Der die Vacuolen enthaltende Teil einiger Sinneszellenschläuche von dem in Fig. 14 dargestellten Chordotonalorgan.

Imm. Zeiss Komp.-Okul. 12.

Vac Vacuole. *Sz. k* Sinneszellkern. *A. f* Achsenfaden. *St. k* Stiftkörper.

Gegen das distale Ende wird das Organ rasch dünner, faserförmig, und die Anheftung erfolgt an einem ovalen dünnen Chitinschildchen, welches in die Hypodermis der Unterseite eingelassen ist, ähnlich wie bei *Agrion puella*.

Bei *Tabanus bovinus* befindet sich ebenfalls ein großes Chordotonalorgan von ähnlichem Bau in entsprechender Lage. Bei *Tipula gigantea* war es mir nicht möglich, festzustellen, ob das Chordotonalorgan, das ich sah, im einzelnen in Bau und Anordnung mit dem bei den beiden obengenannten Dipteren übereinstimmt, da die betreffende Schnittserie nicht vollständig war.

6. **Rhynchota.**

Aus dieser Ordnung konnte ich nur eine einzige Form untersuchen, nämlich *Pentatoma rufipes*, und zwar auf Totalpräparaten und Schnitten von Vorder- und Hinterflügeln. Ein Chordotonalorgan vermochte ich hier wie bei Orthopteren-Flügeln nicht aufzufinden.

Im Vorderflügel befindet sich an der Basis der Vorderrandader eine ansehnliche Gruppe großer Sinneszellen. Dieselben geben ihre

distalen Enden an die Membranalkanäle von je einer kleinen Gruppe von Kuppeln der Ober- und Unterseite.

Der Hinterflügel hat an der Basis der Vorderrandader eine Gruppe von 16 Sinneskuppeln auf der Ober- und eine von 21 Kuppeln auf der Unterseite, ferner finden sich auf der Oberseite des Hinterflügels eine Gruppe auf der 3. Ader, sowie eine einzelne Kuppel auf der 4. Ader.

Zum Schluß seien die Resultate vorliegender Arbeit zusammengefaßt:

In bezug auf die Innervierung des Flügels ist die große Konstanz der 3 Hauptstämme bemerkenswert, in die sich der Flügelnerv vor seinem Eintritt in die Flügelwurzel teilt. Ein 4. kleinerer Nerv kommt vor, ist aber nicht konstant.

Die Flügelbasis und zum Teil auch die Adern sind reich an Sinnesorganen.

Was die Chordotonalorgane betrifft, so kommt bei den Archipteren je ein einziges solches Organ im Vorder- und Hinterflügel vor, bei Neuropteren 7 im Vorder-, 6 im Hinterflügel. Bei Hymenopteren findet sich je eines im Vorder- und Hinterflügel. Bei Dipteren findet sich ein wohlentwickeltes Chordotonalorgan im Flügel; die Chordotonalorgane in den Halteren berücksichtigte ich nicht, da diese neuerdings gründlich von Pflugstaedt untersucht wurden. In bezug auf den anatomischen Bau der hier in Betracht kommenden Chordotonalorgane und ihre distale Befestigung an einer nicht starren Strecke des Integuments der Unterseite des Flügels herrscht große Übereinstimmung. Dagegen ist die Zahl der Sinnesschläuche sehr verschieden (Minimum 9, Maximum 40).

Die Chordotonalorgane vermißte ich in den Flügeln der Orthopteren und Rhynchoten.

Porifere Organe finden sich reichlich vor, und zwar in Form von 5 Gruppen von Sinnesgruben bei Libellulidae. Die Orthopteren weisen 2 Gruppen von höchstens 12 Sinnesgruben auf, bei *Psophus* finden sich an Stelle der Sinnesgruben Sinnesborsten.

Die Rhynchoten haben am Vorderflügel 2, am Hinterflügel 3 Gruppen von Sinneskuppeln.

Von den untersuchten Neuropteren besitzen *Chrysopa* und *Osmylus* je 2 Gruppen von Sinneskuppeln, bei *Ascalaphus* war nur eine wahrzunehmen, doch ist das Vorhandensein der anderen wahrscheinlich.

Auch bei den Hymenopteren findet sich je eine große Gruppe von Sinneskuppeln auf der Ober- und Unterseite des Flügels.

Bezüglich der Verteilung der Sinnesorgane auf dem Flügel zeigt sich zwischen den Befunden Vogel's bei Lepidopteren und den meinigen bei Archipteren, Orthopteren, Rhynchoten, Hymenopteren und Dipteren vielfach Übereinstimmung. Vor allem ist bemerkenswert, daß sich überall an homologer Stelle 2 Hauptgruppen von Sinneszellen vorfinden, von denen die eine porifere Bildungen auf der Oberseite, die andere solche auf der Unterseite des Flügels versorgt.

Überall sind die Nerven von Tracheen begleitet, welche teilweise in der Nähe der Sinnesorgane in der verschiedensten Weise differenziert sind. Ob die Nachbarschaft der Tracheen und ihrer Erweiterungen lediglich eine möglichst reiche Zufuhr von Sauerstoff zu den Sinneszellen, welche die größten und physiologisch wichtigsten Zellelemente des Flügels sind, bezwecken oder ob sie in Beziehung zu der spezifischen Funktion der Sinnesorgane stehen, ist schwer zu entscheiden.

Eine Verringerung des spezifischen Gewichts des Insectenkörpers durch Füllen der Blasen mit Luft ist bei ihrer im Vergleich zum Gesamtvolumen der Tiere geringen Größe nicht anzunehmen.

Spekulationen über die physiologische Bedeutung der am Insectenflügel befindlichen Sinnesorgane ließen sich anknüpfen an folgende Erwägungen und Beobachtungen:

1. Sie kommen bei beiden Geschlechtern ohne Unterschied vor, wie dies von Vogel bei Schmetterlingen, von mir bei *Agrion* und *Chrysopa* beobachtet werden konnte. Wären die Sinnesgruben bzw. -kuppeln Organe des chemischen Sinnes, so würde wohl sexueller Dimorphismus herrschen, wie bei den Riechorganen auf den Fühlern der Maikäfer, zahlreicher Schmetterlinge u. a.

2. Sie finden sich sowohl im Vorder- als im Hinterflügel ausgebildet.

3. Sie finden sich in bester Ausbildung bei guten Fliegern, in geringerer Zahl oder überhaupt nicht bei schlechten.

Was zunächst die Funktion der Chordotonalorgane im allgemeinen betrifft, so gelang es bisher nicht, Sicheres darüber zu ermitteln, denn ein Auschalten der betreffenden Organe ohne gleichzeitiges Zerstören benachbarter Nerven und Sinnesorgane erscheint ausgeschlossen; so können also etwaige Ausfallserscheinungen keine sicheren Schlüsse zulassen. Dagegen hat man sich bemüht, durch sorgfältige Untersuchung des Baues der Organe, ihrer Verbreitung im Insectenkörper sowie durch das Studium des biologischen

Verhaltens mancher Gruppen Anhaltspunkte für die mutmaßliche Funktion der Organe zu erhalten.

Das Gemeinsame aller Chordotonalorgane, der einfacheren wie der höher differenzierten Tympanalorgane, ist das Vorkommen von Stiftkörpern im Terminalschlauch ihrer Sinneszellen. Ferner stimmen alle hierher gehörigen Organe — abgesehen von der Crista acustica der Locustiden, die besondere, abgeleitete Verhältnisse zeigt — darin überein, daß sie zwischen zwei Punkten des Integuments ausgespannt sind.

In manchen Fällen, so vor allem bei den Saltatorien, gesellen sich zu dem Sinnesapparat noch Tympanaleinrichtungen des Integuments und im Innern Tracheenblasen. Da jene Insecten außerdem, wie bekannt, Töne produzieren, so lag es nahe, die fraglichen Einrichtungen als Gehörorgane aufzufassen. So einleuchtend dies auch ist, so war es doch verfehlt, ohne weiteres auch einfachere mit Stiftkörpern versehene Sinnesorgane als akustische Apparate zu deuten. Schon die Tatsache, daß solche einfacheren Organe bei einem und demselben Tier gleichzeitig in den verschiedensten Körperregionen, an den Antennen, den Mundgliedmaßen, den Beinpaaren, im Thorax und Abdomen, vorkommen, spricht dagegen, da eine größere Anzahl akustischer Apparate zwecklos erscheinen müßte. In der Tat finden sich auch die oben erwähnten Tympanalorgane der Saltatoria stets nur in einem Paare vor.

Daß aber die höher differenzierten Tympanalorgane mit den einfacheren Chordotonalorganen in einem genetischen Zusammenhang stehen, lehren vergleichende Betrachtungen. Wir finden nämlich an jenen Stellen, wo sich (1. Abdominalsegment, Vordertibia) bei Saltatorien Tympanalorgane entwickelt haben, bei anderen Insecten einfache Chordotonalorgane ohne deutliche Tympanaleinrichtungen; Anfänge von solchen zeigt das Integument der betreffenden Stellen allerdings manchmal.

Aus dem Gesagten folgt, daß die Tympanalorgane morphologisch aus einfacheren Chordotonalorganen abzuleiten sind.

Welche Funktion haben wir diesen einfacheren Chordotonalorganen nun zuzuschreiben, wenn wir ihnen nach dem oben Gesagten Hörfunktionen absprechen müssen?

Einzelne Forscher, so E. Weinland, E. Rädl, R. Vogel, neigen der Ansicht zu, daß die in Rede stehenden Organe zur Registrierung der Intensität der Drehbewegung von Teilen des Insectenkörpers gegen benachbarte Teile dienen. Diese Hypothese scheint mir viel

für sich zu haben, und ich selbst möchte mich derselben unbedingt anschließen.

Die Chordotonalorgane des Insectenflügels sind stets im Bereich von Gelenken derart ausgespannt, daß ihr proximaler Anheftungspunkt sich an festem Chitin der Oberseite, der distale aber an dünnem gelenkigem Häutchen der Unterseite befindet. Jede Bewegung, speziell jedes Ausbreiten oder Falten des Flügels muß daher einen Zug resp. Druck auf das Chordotonalorgan hervorbringen, und je nach der Intensität der Bewegung müssen verschiedene Spannungszustände im Chordotonalorgan auftreten.

Der Flugakt der Insecten setzt sich aus einer Anzahl komplizierter Bewegungen zusammen. Nach den Untersuchungen von Stellwaag (Studien über die Honigbiene II, Bau und Mechanik des Flugapparats) ist bei der Biene mit dem Heben eine Drehung des Flügels aus der horizontalen Lage um seine Längsachse verbunden. Der Flügel rückt dabei in eine Schiefstellung, und zwar so, daß sein Vorderrand aufwärts, der Hinterrand abwärts gerichtet ist. Gleichzeitig faltet sich der Flügel der Länge nach in einer vor der Analader liegenden, durch ihre Farblosigkeit auffallenden Linie. Dieses Heben, Drehen und Falten wird von Vorder- und Hinterflügel, die bekanntlich durch eine eigenartige Vorrichtung zu einer einzigen Flugfläche verbunden sind, in gleicher Weise ausgeführt.

Mit dem Abwärtsbewegen ist ebenfalls eine Drehung des Flügels um die Längsachse verbunden, dieselbe verläuft aber in entgegengesetztem Sinne wie bei der Aufwärtsbewegung. Dabei wird der Flügel vollkommen ausgebreitet und leicht nach oben gewölbt. Ähnliche Flugbewegungen dürfen wir wohl auch bei anderen Insectenordnungen voraussetzen, daß z. B. bei den Libellen ein Zusammenfalten des Flügels in gewissen Perioden der Flugbewegung erfolgt, scheint mir aus dem eigentümlichen Bau des Flügels, wie ihn Fig. 1—3 auf Querschnittsbildern veranschaulichen, klar hervorzugehen.

Für die Ausführung der Flugbewegungen dürfte es von großem Werte sein, wenn das Insect eine ständige Kontrolle über die jeweilige Stellung seiner Flügel hätte, und es scheint naheliegend, daß diese ihm durch die verschiedenen Spannungszustände des Chordotonalorgans angezeigt wird.

Welche physiologische Bedeutung man den Stiftkörpern und der an ihrer Basis befindlichen Vacuole speziell zuzuschreiben hat, läßt sich vorläufig nicht recht erkennen.

Bemerkenswert ist, daß sich die Chordotonalorgane in bester und reichster Entfaltung in den Flügeln gut fliegender Insecten finden, so in der Flügelwurzel und den Schwingern (und in diesen nach Weiland und Pflugstaedt besonders zahlreich) der Dipteren, ferner in den Flügeln der Hymenopteren, Neuropteren, Odonaten und Schmetterlingen (Vogel). Dagegen vermißte ich sie gänzlich bei Orthopteren, welche wir im Vergleich zu den vorigen Ordnungen als ungeschickte Flieger bezeichnen müssen. Auch in den Flügeln der von mir untersuchten Vertreter der Rhynchoten vermochte ich kein Chordotonalorgan aufzufinden.

Gehen wir nun über zur Erwägung der physiologischen Bedeutung der Sinnesgruben und Sinneskuppeln. Prinzipiell ähnlich gebaute Einrichtungen auf den Tastern und Fühlern wurden früher allgemein als Geruchsorgane gedeutet, so z. B. die Grubenkegel auf den Fühlerblättchen der Lamellicornier, ferner die schüssel- und pilzförmigen Organe u. a. Manche neueren Untersucher aber, so Schenk (1902) und Hochreuter (1912), sehen in den in Rede stehenden Bildungen Organe, welche mechanische Reize, speziell den Luftdruck, wahrnehmen.

Und in der Tat, bedenkt man, daß die Organe am Flügel in beiden Geschlechtern gleichmäßig verteilt sind und daß sie bei guten Fliegern zahlreicher sind als bei schlechten, so ist man wohl berechtigt anzunehmen, daß es sich um Organe zur Aufnahme mechanischer und nicht chemischer Reize handelt.

Auch Guenther, Freiling und Vogel erblicken in den Sinneskuppeln auf den Schmetterlingsflügeln Organe, welche den Luftdruck, also einen mechanischen Reiz, percipieren.

Letztere Funktion, die Perception des Luftdrucks und zwar des durch die Flugbewegung erzeugten Luftdrucks, dürfte auch den poriferen Organen auf den Flügeln der von mir untersuchten Insectenordnungen zuzuschreiben sein.

Sichere Schlüsse auf die Funktionen der bei den im Insectenflügel vorkommenden Arten von Sinnesorganen zu ziehen, wird erst möglich sein, wenn dieselben bei sämtlichen Insectenordnungen erforscht sind und mit Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse vergleichend bearbeitet werden. Es ist selbstverständlich, daß das Experiment dabei nicht fehlen darf, dasselbe dürfte aber in diesem Fall mit großen, wenn nicht unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden sein.

Literaturverzeichnis.

v. Adelung, N., Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparats der Locustiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.

Adolph, E., Über Insektenflügel, in: Verh. Leopold.-Carol. Akad. Naturf., Vol. 41, 1880.

Berlese, A., Gli Insetti, Vol. 1, Milano, 1909.

Forel, A., Sinnesleben der Insekten, München, 1910.

Freiling, Fr., Duftorgane der Schmetterlinge usw., in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, 1909.

Graber, V., Die chordotonalen Sinnesorgane der Insekten, in: Arch. mikrosk. Anat. I. Morphol. Teil, Vol. 20, II. Physiol. Teil, Vol. 21, 1882.

Guenther, K., Über Nervenendigungen auf den Schmetterlingsflügeln, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1910.

Hesse, R. u. F. Doflein, Tierbau und Tierleben, Vol. 1, Leipzig und Berlin 1910.

Hicks, J. B., On a new organ in Insects, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 1, 1857.

—, Further remarks on the organs found on the bases of the halteres and wings of insects, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 22, 1859.

Hochreuther, R., Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper, in: Z. wiss. Zool., Vol. 103, 1910, auch Diss. Marburg 1912.

Holste, G., Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L., ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers, in: Z. wiss. Zool., Vol. 96, 1912, auch Diss. Marburg 1910.

v. Kennel, J., Über Tympanalorgane im Abdomen der Spanner und Zünsler, in: Zool. Anz., Vol. 39, 1912.

LEE, A. BOLLES, Les balanciers des Diptères, in: Rec. zool. Suisse, Vol. 2, 1885.

LEYDIG, FR., Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten, in: Arch. Anat. Physiol., 1860.

MAYER, P., Zur Lehre von den Sinnesorganen der Insekten, in: Zool. Anz., Jg. 2, 1879.

PFLUGSTAEDT, H., Die Halteren der Dipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 100, 1912, auch Diss. Heidelberg 1912.

RÄDL, E., Über das Gehör der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25, 1905, S. 1—5.

VOM RATH, O., Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 61, 1896.

RULAND, FR., Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten, ibid. Vol. 46, 1888.

SCHENK, O., Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Anat., 1902.

SCHÖN, A., Bau und Entwicklung des tibialen Gehörorgans der Honigbiene und bei Ameisen, ibid., Vol. 31, Anat., 1911.

SCHWABE, J., Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Zoologica, Vol. 20, 1906.

STELLWAAG, F., Studien über die Honigbiene II; Bau und Mechanik des Flugapparats, in: Z. wiss. Zool., Vol. 95, 1910.

VOGEL, R., Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben, ibid. Vol. 98, 1911.

—, Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel, ibid. Vol. 100, 1912.

WEINLAND, E., Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren, ibid. Vol. 51, 1891.

Erklärung der Abbildungen.

A. f Achsenfaden
An. A Analader
A. rd Außenrand
Bas. m Basalmembran
Bl. z Blutzelle
Ch. O Chordotonalorgan
Ch. N Chordotonalnerv
Ch. R Chitinring
Cost. A Costalader
Cost. P Costalplatte
Cub. A Cubitalader
Cut Cuticula
Cyl. ep Cylinderepithel
E. f Endfaser
E. k Endköpfchen
E. schl Endschläuche
F. d. St. k Fortsatz des Stiftkörpers
F. z Fettzellen
Fl. N Flügelnerv
Gr Gruppe
H. z Hüllzelle
Hz. k Hüllzellkern
Hyp Hypodermis
H. K Hinterkammer
K. z Kappenzelle
I. rd Innenrand
K. z. k Kappenzellkern
M. K Mittelkammer
M. k Membranalkanal
N Nerv
N. f Nervenfaser
O Oberseite
P. c. p Präcostalplatte
P. m Polstermasse
Rad. A Radialader
Rad Radius
R Rippe
S. z Sinneszelle
S. gr Sinnesgrube
S. H Sinneshaar
S. K Sinneskuppel
Sz. k Sinneszellkern
St. k Stiftkörper
St. tr Stammtrachee
Subc. A Subcostalader
T Tympanum
T. k Tympanalkörperchen
Tr. bl Tracheenblase
Tr Trachee
Tr. schl Tracheenschläuche
U Unterseite
Vac Vacuole
V. K Vorderkammer

Alle Figuren wurden, wenn nicht anders angegeben, mit Hilfe eines LEITZ'schen Mikroskops und des großen ABBÉ'schen Zeichenapparats bei Tubuslänge 170 mm und in Objekttischhöhe gezeichnet. Die Originalzeichnungen sind auf den Tafeln auf $^2/_3$ verkleinert.

Tafel 17.

Fig. 1—3. Querschnitte durch die Basis des linken Vorderflügels von *Agrion puella* in proximal-distaler Folge. Vorderrand rechts. Obj. 3, ZEISS Komp.-Okul. 12.

Fig. 4. Nach Flachschnitten kombiniertes Übersichtsbild (Dorsalansicht) über die Innervierung und die Sinneszellengruppen auf dem linken Vorderflügel von *Agrion puella.* Blau die Gruppen der Ober-, rot die der Unterseite.

Fig. 5. Chordotonalorgan von *Agrion puella,* kombiniert aus mehreren auf einander folgenden Flachschnitten. Imm.-Okul. 3.

Fig. 6. Mittelkammer der Vorderflügelbasis von *Agrion puella,* quer; Sinneszellen und deren in Nervenfasern übergehendes proximales Ende. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 7. Sinneszellengruppe C der Mittelkammer flach. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 8. Sinnesgrube mit Sinneszelle und Hypod. Zellen von *Aeschna cyanea.* Imm. ZEISS Komp.-Okul. 12,

Fig. 10. Chordotonalorgan am Vorderrand der Vorderflügelwurzel von *Chrysopa*; Flachschnitt. Obj. 6, Okul. 3.

Tafel 18.

Fig. 9. Rechter Vorderflügel von *Chrysopa perla.* Totalpräparat. Übersicht über die Innervierung und die Sinnesorgane. Die Chordotonalorgane der Adern mit × bezeichnet. Sinneskuppelngruppe der Oberseite blau. Unterseite rot. Der tympanumartige Bezirk auf der Unterseite des Flügels ist durch Strichlinien angedeutet. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 11. Flachschnitt durch die Vorderflügelbasis von *Chrysopa vulg.*; Chordotonalorgan in dem Vorsprung. Imm. Okul. 3.

Fig. 12. Vorderflügel von *Chrysopa* nach ADOLPH, Sinneskuppelngruppe der Oberseite blau, Unterseite rot; Chordotonalorgane rot ×.

Fig. 13. *Chrysopa vulg.*, Flügelquerschnitt durch die Basis der Vorderrand-, Subcostal- und Radialader. Obj. 6, Okul. 3.

Fig. 14. Chordotonalorgan aus dem linken Flügel von *Eristalis floreus,* Flachschnitt. Imm. Okul. 1.

Fig. 15. Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*, nach Totalpräparat. Obj. 3, Okul. 3.

Fig. 16. Basis des linken Vorderflügels von *Vespa rufa*; quer. zwei Gruppen von Sinneszellen. Obj. 3, Zeiss Komp.-Okul. 8.

Fig. 17. Sinneskuppel mit Sinneszelle von *Vespa pilosella*, aus einem Querschnitt durch die Basis des linken Vorderflügels. Imm. Okul. 1.

Fig. 18. Sinneskuppel mit Sinneszelle von *Eristalis floreus*, Längsschnitt durch die Basis des linken Flügels. Imm. Okul. 1.